

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE MEDICINA**



**TESIS DOCTORAL**

**Contribuciones al análisis dinámico de los husos musculares**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**Juan M. Ortiz Blasco**

**Madrid, 2015**

R. 2215

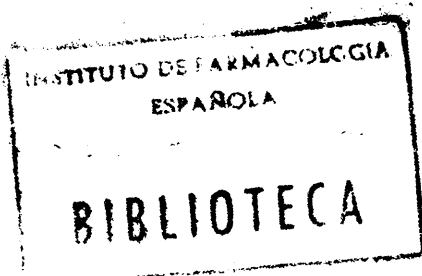
DE ~~612.7~~  
ORT

TA 1360

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE  
FACULTAD DE MEDICINA

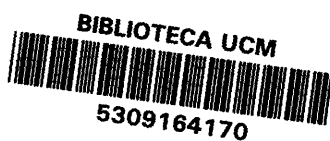
CONTRIBUCIONES AL ANALISIS DINAMICO DE LOS MUSCULOS  
MUSCULARES

Juan M. Ortiz Blasco



Tesis presentada para aspirar  
al grado de Doctor en Medicina  
y Cirugía.

Director: Prof. A. Gallego



CATEDRA 1ª DE FISIOLÓGIA  
Madrid 1975

Quiero expresar aquí mi  
agradecimiento a las siguientes personas:

A mis padres en reconoci-  
miento a una vida dedicada a la formación de sus hijos.

Al Profesor Antonio Gallego  
Fernandez por poner a mi disposición el material de la Cátedra 1ª de  
Fisiología, gracias a lo cual ha sido posible este trabajo, y al que de-  
bo, además, el nacimiento de mi interés por la Fisiología .

A Antonio de la Fuente al  
que debo la mayor parte de mi formación y que corrió con la ingrata  
tarea de empezar desde cero. A Fernando Cerveró con quien he compartido  
el interés por la enseñanza y la investigación. A ambos, y sobre todo,  
por su amistad.

A mis compañeros de la  
Cátedra 1ª de Fisiología, por toda la ayuda y colaboración que me han  
prestado.

A    María Jesús



## I N D I C E

SECCION PRIMERA : JUSTIFICACION

JUSTIFICACION .....	1
---------------------	---

SECCION SEGUNDA : INTRODUCCION

CAPITULO I	LA INERVACION MUSCULAR .....	6
	1.- LA INERVACION MOTORA .....	12
	2.- LA INERVACION SENSORIAL .....	15
CAPITULO II	DESARROLLO HISTORICO DE LOS CONOCIMI- ENTOS ACERCA DE LOS RECEPTORES MUSCU- LARES .....	18
	1.- EPOCA CLASICA .....	20
	2.- EPOCA ACTUAL .....	24
CAPITULO III	ESTRUCTURA DEL HUSO MUSCULAR .....	26
	1.- CAPSULA Y LIQUIDO INTRACAPSULAR .	27
	2.- FIBRAS MUSCULARES INTRAFUSALES .	31
	3.- INERVACION MOTORA DEL HUSO MUSCU- LAR .....	44
	4.- INERVACION SENSORIAL DEL HUSO MUS- CULAR .....	56
	5.- IRRIGACION DEL HUSO MUSCULAR ...	62
	6.- DESARROLLO EMBRIOLOGICO DEL HUSO MUSCULAR .....	65

CAPITULO IV	FISIOLOGIA DEL HUSO MUSCULAR .....	72
	1.- CARACTERISTICAS DEL MENSAJE SEN-	
	SORIAL .....	76
	a.- Identificación de la descar-	
	ga sensorial correspondiente	
	a los husos musculares ....	76
	b.- Identificación de los patro-	
	nes de descarga de los dos	
	tipos de terminaciones senso	
	riales .....	77
	c.- La relación estímulo respu-	
	esta .....	82
	d.- El control central de la sen-	
	sibilidad del receptor ....	92
	2.- CARACTERISTICAS DEL PROCESO DE	
	TRANSDUCCION .....	105
	a.- El potencial de receptor en	
	el huso muscular de la rana.	106
	b.- El mecanismo íntimo del pro-	
	ceso de transducción .....	114

SECCION TERCERA : OBJETIVOS

CAPITULO I	LA INTRODUCCION DEL ANALISIS ARMONI-	
	CO EN LA BIOLOGIA .....	121
CAPITULO II	EL ANALISIS ARMONICO APLICADO AL PRO-	
	BLEMA DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS HUSOS	
	MUSCULARES .....	125

CAPITULO III	RESUMEN GENERAL DEL ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTOS ACERCA DE LA FUNCION DE TRANSFERENCIA DE LOS HUSOS MUSCU- LARES .....	138
--------------	---	-----

CAPITULO IV	OBJETIVOS PROPUESTOS Y PLAN GENERAL DE TRABAJO .....	141
-------------	---	-----

SECCION CUARTA : MATERIAL Y METODOS

PRIMERA PARTE:MATERIAL Y METODOS EX-  
PERIMENTALES.

CAPITULO I	ELECCION DE LA PREPARACION .....	147
------------	----------------------------------	-----

CAPITULO II	TECNICA QUIRURGICA .....	150
	1.- ANESTESIA .....	151
	2.- DISECCION .....	152

CAPITULO III	MANTENIMIENTO DE LA PREPARACION ...	154
	1.- COMPOSICION IONICA .....	155
	2.- CAMARA .....	156

CAPITULO IV	TECNICAS DE ESTIMULACION .....	160
	1.- ESTIMULACION MECANICA .....	161
	2.- ESTIMULACION ELECTRICA .....	164

CAPITULO V	TECNICAS DE REGISTRO .....	165
	1.- REGISTRO DE ESTIRAMIENTO Y TEN- SION .....	166

Pags.

2.- REGISTRO DE ACTIVIDAD ELECTRICA .. 167

3.- ALMACENAMIENTO DE DATOS ..... 169

## PARTE SEGUNDA : METODOS DE ANALISIS

CAPITULO I INTRODUCCION ..... 172

CAPITULO II SISTEMAS DE CONTROL ..... 175

CAPITULO III FUNCION DE TRANSFERENCIA ..... 184

CAPITULO IV ANALISIS DE SISTEMAS LINEALES ..... 190

1.- ANALISIS DE LA RESPUESTA TRANSITORIA ..... 192

2.- ANALISIS ARMONICO ..... 198

CAPITULO V RESPUESTA EN FRECUENCIA ..... 203

1.- DIAGRAMAS DE BODE ..... 206

2.- PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL ..... 220

CAPITULO VI ANALISIS DE SISTEMAS NO LINEALES .... 222

1.- ANALISIS TRANSITORIO ..... 226

2.- APROXIMACION DEL PRIMER ARMONICO . 228

CAPITULO VII OBTENCION DE DATOS ..... 231

	1.- OBTENCIÓN DE LAS FUNCIONES DESCRIP	
	TIVAS .....	236
	2.- PROGRAMACION .....	246
	<u>SECCION QUINTA : RESULTADOS</u>	
CAPITULO I	IDENTIFICACION DEL RECEPTOR .....	255
	1.- REGISTRO DE ACTIVIDAD GLOBAL ....	256
	2.- ACTIVIDAD UNITARIA .....	258
	3.- MARGEN DE TRABAJO ESTATICO .....	264
CAPITULO II	CODIFICACION DEL MENSAJE SENSORIAL ..	271
CAPITULO III	RESPUESTA A LA ESTIMULACION SINUSOIDAL	284
	1.- RESPUESTA AL INCREMENTO DE LA AM- PLITUD DEL ESTIRAMIENTO .....	292
	2.- RESPUESTA AL INCREMENTO DE FRECUEN CIA DEL ESTIMULO .....	296
CAPITULO IV	RESPUESTA EN FRECUENCIA .....	304
	1.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL MUSCULO; TENSION PASIVA VERSUS ESTIRAMIENTO	310
	2.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL RECEP- TOR: FRECUENCIA VERSUS ESTIRAMIEN- TO .....	313

	3.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL RECEPTOR: FRECUENCIA VERSUS TENSION PASIVA .....	324
CAPITULO V	FUNCION DE TRANSFERENCIA .....	327
	1.- FUNCION DE TRANSFERENCIA PROPUESTA PARA EL USO MUSCULAR .....	322
	<u>SECCION SEXTA : DISCUSION</u>	
DISCUSION	.....	329
	<u>SECCION SEPTIMA : CONCLUSIONES</u>	
CONCLUSIONES	.....	345
	<u>SECCION OCTAVA : BIBLIOGRAFIA</u>	
BIBLIOGRAFIA	.....	350

-Niño,niño-dijo con voz alta a esta sazón  
don Quijote-,seguid vuestra historia línea  
recta,y no os metáis en las curvas o trans  
versales;que para sacar una verdad en lim  
pio menester son muchas pruebas y reprue  
bas.

Cervantes 1615



SECCION PRIMERA

JUSTIFICACION

## 2.

El control reflejo de la postura, del tono muscular y probablemente de la iniciación de los movimientos "urgentes" descansa sobre la aparente sencillez del reflejo de estiramiento. Puesto que el origen funcional del arco reside a nivel de los receptores musculares a la longitud es fácil comprender el interés que el estudio de estos ha despertado, a lo largo de los últimos cien años, en los fisiólogos. Pero es que, además de las funciones de control mediadas por el arco reflejo, el estudio directo de los receptores al estiramiento se justifica en si mismo. En efecto, y en el caso de los husos musculares, aparte de la información que sobre el comportamiento general de los órganos receptores del organismo se puede obtener del estudio de su función codificadora de mensajes sensoriales, su organización funcional añade otro punto de interés; el estudio de los mecanismos de control central que se ejerce sobre la sensibilidad del receptor a través de su inervación motora.

La relativa sencillez estructural de los husos musculares dejaba suponer que la caracterización de sus propiedades funcionales no presentaría mas problema que la necesidad de dedicar atención al problema por parte de un reducido número de investigadores, y de hecho, esta pareció la postura mas racional hasta bien entrada la década de los cincuenta. El replanteamiento de la cuestión desde el doble punto de vista, morfológico y funcional que se inició entonces, reveló como infundada la supuesta facilidad de abordaje del estudio de los receptores musculares y en la actualidad ni desde el punto de vista estructural ni desde el funcional disponemos de la úl-

tima palabra acerca de los receptores al estiramiento del músculo.

Así, todavía existen amplias lagunas por resolver en el campo de la inervación motora y sensorial del huso muscular, del mecanismo íntimo del proceso de codificación del estímulo específico en una señal inteligible al sistema nervioso e incluso en la cuantificación de la descarga sensorial generada frente a variaciones de la longitud muscular situadas dentro del rango de las modificaciones fisiológicas en cuanto a su amplitud y curso temporal, por citar tan solo algunas de las interrogantes planteadas a nivel exclusivamente periférico.

Y planteamos la pregunta precisamente a este nivel, por cuanto la amplia experiencia acumulada en el Departamento que dirige el Profesor Callego, en el estudio de algunos receptores, nos ha proporcionado la posibilidad de continuar una línea de trabajo gracias a lo cual hemos encontrado un camino ampliamente desbrozado en cuanto a materia, metodología y lo que es más importante, colaboración personal se refiere.

En cuanto al planteamiento de este trabajo nuestro interés ha sido doble, por una parte, contribuir en alguna forma al conocimiento de parte de los problemas planteados más arriba, por otra, abordar el estudio desde un punto de vista, que aunque empieza a ser clásico, todavía debe rendir abundantes frutos a la Fisiología, el análisis de los sistemas biológicos a través de la teoría de los

Sistemas de Control y en particular del Análisis en Frecuencia.

El objetivo último de un planteamiento experimental de este tipo es de un interés indudable pues se trata de obtener una relación, lo más sencilla pero también lo más completa posible, entre la variación de energía del medio ambiente que estimula al receptor y la modificación de la frecuencia de descarga de este, que sería precisamente el mensaje sensorial transmitido a los centros, y esto con la importante generalización que supone el que dicha relación se pueda aplicar a cualquier tipo de estímulo específico, independientemente de su forma, amplitud y curso temporal.

El trabajo se ha planteado con la intención de obtener una relación de este tipo aplicable al rango fisiológico de trabajo del receptor y que, como se discutirá en la sección relativa al planteamiento experimental, no ha sido estudiado a fondo hasta ahora debido a las dificultades que el comportamiento no lineal del receptor, en ese rango de trabajo, plantea frente a un análisis en frecuencia.

## SECTION SECOND

### INTRODUCTION

## C A P I T U L O I

### LA INERVACION MUSCULAR

En el estudio del Sistema Nervioso son inseparables estructura y función por lo tanto cualquier disociación entre ambas disciplinas complementarias es artificial, aunque resulte justificada a efectos didácticos o de facilidad de exposición de los hechos y resultados experimentales, y de hecho la Fisiología comenzó siendo simplemente Morfología puramente descriptiva para pasar a hacerse cada vez mas funcional y finalmente independizarse casi totalmente. En el caso de los sistemas sensoriales que forman parte del mecanismo de mantenimiento del tono y la postura la descripción histológica fué bastante anterior a los primeros datos experimentales funcionales, de forma que en el momento de identificar los organos re-

ceptores responsables de la iniciación del mensaje sensorial existía un cierto número de candidatos cualificados descritos histológicamente a nivel muscular.

En este sentido se disponía de descripciones de varios tipos de terminaciones más o menos especializadas, unas de estructura similar a las encontradas a otros niveles del organismo y otras de estructura completamente distinta y situadas específicamente a nivel muscular o tendinoso. Entre las primeras destacaban por su número las terminaciones libres procedentes de fibras mielinicas finas y amielinicas, además de algunos corpúsculos de Pacini y Krause. En una situación intermedia se situaban los corpúsculos Paciniformes, de estructura similar a los de Pacini, pero de menor tamaño. Con una morfología completamente distinta y específicamente situados en el músculo se describían dos órganos sensoriales, los órganos músculotendinosos de Golgi y los husos musculares de Kühne, a los que desde un principio se les empezó a considerar como los responsables del envío de la información al Sistema Nervioso Central del grado de estiramiento y contracción muscular.

Puesto que gran parte de la evidencia morfológica y experimental necesaria para la demostración de que tipo de estructura ocupa la posición central en la génesis del mensaje sensorial propioceptivo se basa en datos obtenidos a partir de las características histológicas y funcionales de las fibras nerviosas que contribuyen a la inervación muscular y dado que, por otra parte, la nomen-

clatura utilizada procede de autores y diseños experimentales bien distintos creemos justificada aunque sólo sea con el objeto de presentar la que se utilizará a lo largo de nuestra exposición una revisión acerca del problema de la inervación muscular, a la que seguirá la descripción histológica y funcional de los receptores propiamente dichos.

La base de los conocimientos sobre la inervación motora y sensitiva muscular descansa sobre tres hechos fundamentales en el comportamiento del Sistema Nervioso. En primer lugar la diferenciación funcional de las raíces medulares (MAGENDIE, 1922), en segundo lugar la degeneración de la fibra nerviosa al ser separada de su centro trófico, el soma, (WALLER, 1852) y finalmente la diferenciación de las fibras nerviosas por su velocidad de conducción (GASSER y ERLANGER, 1927) y la relación que esta presenta con el diámetro de la fibra (HURSH, 1939).

Mediante la asociación experimental de estos hechos es posible clasificar las fibras nerviosas y establecer la correlación entre los datos morfológicos y funcionales disponibles. El procedimiento básico de estudio es el recuento de fibras y su clasificación en función del diámetro en forma de histograma o "espectro de diámetros" a partir de los medidos en cortes transversales de nervios previamente teñidos tras la correspondiente sección de la raíz medular de forma que sólo se conserve, bien el componente sensitivo, bien el componente motor y la comparación de los resultados así obtenidos con el "espectro de velocidades" que resulta del análisis funcional.



Aunque el método parece sencillo y debería dar resultados indiscutibles existen fuentes de error, algunas de difícil control, que le restan validez. En primer lugar la manipulación quirúrgica que supone la sección de una de las raíces medulares puede dañar la otra con lo que, al menos los resultados absolutos del recuento, pueden verse afectados. De hecho cuando se suman los resultados del recuento de fibras en nervios desaferentados y deseferentados y se compara con el número de fibras en el nervio íntegro se obtienen valores, que en lo que respecta a fibras mielínicas, se diferencian en casi un 15 % (BOYD, 1962 (a)). La cifra ha sido corregida posteriormente y BOYD y DAVEY (1968) estiman que la pérdida del componente motor producida en el curso de la desaferentación sería del orden del 6-7 %. mientras que la del componente sensorial durante la deseferentación, sería algo menor y evaluable en un 3-4 % del total. Sin embargo y puesto que la comparación se debe realizar necesariamente entre animales distintos es difícil precisar hasta que punto las diferencias no son debidas a variaciones individuales ya que los valores publicados por distintos autores para el mismo músculo (REXED y THERMAN, 1948; O'LEARY, HEINBECKER y BISHOP, 1935 y FORBES, 1966) presentan sobre los datos medios un coeficiente de variación del orden del 11 %.

El segundo problema que se plantea en la interpretación de resultados surge del nivel al que se realiza la sección del nervio, en primer lugar por el progresivo adelgazamiento que experimenta la fibra a lo largo de su recorrido hasta el músculo

y en segundo lugar por la posibilidad de que se tengan en cuenta ramificaciones de la fibra tanto a nivel de la entrada en médula (CERVERO, 1973) como a la entrada en el músculo (ECCLES y SHERRINGTON, 1930).

Sin embargo el problema más importante se refiere a la longitud de raíz o de nervio eliminado y al tiempo de supervivencia. De un lado es necesario que transcurra un lapso de tiempo suficiente para la degeneración completa que se suele estimar como de tres semanas (YOUNG, 1942) pero que en algunas ocasiones es insuficiente (ECCLES y SHERRINGTON, 1930), por otra parte cuanto más tiempo se permita que transcurra mayor es la posibilidad de que los axones en regeneración invadan el tronco nervioso, siendo la velocidad de regeneración inicial del orden de 0,25 mm/día (CAJAL, 1914) para pasar a los 2,5 mm/día al alcanzar el extremo periférico de la sección (BENTLEY y HILL, 1936). Así para una sección radicular que suponga la eliminación de unos 5 mm. de tejido y aceptando del orden de tres días para la reorganización del muñón central previa al crecimiento en longitud, a partir del día 23 comenzaría la invasión del muñón distal y en el caso de un nervio como el del músculo tenuissimus con una distancia máxima desde la médula espinal hasta las primeras ramificaciones previas a la entrada en el músculo de 70 mm., la contaminación por fibras regeneradas deberá ser casi total a los 50 días de la operación. La discusión se justifica por cuanto los dos trabajos que se citan con más frecuencia en la bibliografía son de ECCLES y SHERRINGTON (1930) y de LLOYD y CHANG (1948) en los cuales el estudio se realizó a los 45-82

días y 103-122 días postoperatorios respectivamente.

En lo que respecta al nervio íntegro la distribución de diámetros que se obtiene depende del tipo de músculo cuya inervación se investiga así FERNAND y YOUNG (1951) encuentran, en el conejo, que la distribución es unimodal en los músculos de la región infrahióidea, laringe, diafragma y cara, mientras que es bimodal para los músculos de las extremidades y extraoculares. Aparentemente pues, los músculos cuyo componente sensorial propioceptivo es escaso o inexistente dan una distribución unimodal con máximo en la zona de las 6 micras, mientras que aquellos con abundantes propioceptores dan la bimodal con máximo en las regiones de 6 y 14 micras. El cambio de distribución sugiere que al menos un cierto porcentaje de las fibras más gruesas se relaciona con la inervación propiocetora.

Los resultados más interesantes a este respecto se obtienen cuando se investiga separadamente la distribución de diámetros para los componentes motor y sensitivo.

## 1.- LA INERVACION MOTORA

Los primeros recuentos detallados del diámetro de las fibras nerviosas en nervios desaferentados provienen de ECCLES y SHERRINGTON (1930) que señalan una distribución bimodal con dos máximos correspondientes a los diámetros de 5 y 15 micras, cuando se incluye en la medida la vaina de mielina. La doble distribución había sido señalada anteriormente ya por LANGLEY (1922) quien, además, indicó que la población de menor diámetro podría corresponder a la inervación motora de los husos musculares.

El hecho de que se trataba de dos poblaciones originalmente distintas y no del resultado de una ramificación de fibras gruesas fué aceptado por ECCLES y SHERRINGTON en base a la comprobación del mismo tipo de distribución cuando se estudiaba a nivel de la raíz ventral, los cuales eliminaron la posibilidad de que el componente de menor diámetro fuera de origen simpático al comprobar también que se mantenía tras la simpatectomía. Existen diferencias en los valores modales en función del nivel al que se realice el análisis y el nervio que se tome en consideración. Así BOYD y DAVEY (1962) señalan valores de 5 y 17 micras, 5 y 13 micras y 4 y 9 micras según se trate de la séptima raíz lumbar o del nervio de los músculos gastrocnemio medial y sóleo respectivamente. Las diferencias entre los valores en la raíz y el nervio periférico se pueden atribuir, como ya se ha indicado, al adelgazamiento de la fibra, mientras que las diferencias entre ambos músculos son atribuibles más bien al tipo de unidades

motoras que los forman. En efecto (HENNEMAN y OLSON, 1965) mientras que en el gastrocnemio se encuentran unidades motoras tipo A, B y C, aunque con predominio del tipo A; en el sóleo la composición es exclusivamente a base de fibras tipo B. De esta forma la velocidad de conducción de las unidades motoras del gastrocnemio ocupa un rango de 55,0 a 109,9 m/s. mientras que en el sóleo el rango es de 50,7 a 81,3 m/s. y aplicando un factor de conversión velocidad-diámetro de 5,7 (ARBUTHNOTT, BOYD y KALU, 1971) daría un rango de diámetros de 9,6-19,3 micras para el primero y 8,9-14,3 para el segundo. En cualquier caso y aparte diferencias en los valores absolutos lo más interesante es precisamente el que la distribución sea bimodal, hecho que se mantiene prácticamente en todos los nervios musculares estudiados con la posible excepción de músculos del tipo de los interóseos y lumbricales en algunas especies (FERNAND y YOUNG, 1951; ADAL, 1965).

Puesto que ERLANGER, BISHOP y GASSER (1926) habían demostrado que las fibras más gruesas eran las responsables del primer pico o "pico alfa" del potencial de acción compuesto registrado a nivel del ciático de rana se aceptó también para los mamíferos la denominación de fibras alfa para las fibras gruesas. LEKSELL (1945) al demostrar funcionalmente que las fibras motoras de los husos se correspondían con la población de menor diámetro, propuso para estas el nombre de fibras gamma. Puesto que por su velocidad de conducción se corresponderían con las fibras responsables del "pico gamma" de la clasificación de ERLANGER y GASSER (1937).

Se establecía así una correspondencia entre fibras motoras gruesas, fibras alfa y fibras esqueletomotoras de una parte y fibras motoras finas, fibras gamma y fibras fusimotoras de la otra, que, posteriormente, se demostró que no era del todo cierta con el descubrimiento por BESSOU, EDMONET-DENAND y LAPORTE (1963) de un tipo de fibras que dentro del grupo de las fibras alfa lentas inervan simultáneamente fibras musculares intra y extrafusales y para las que propusieron la denominación de fibras beta.

Actualmente se acepta como clasificación funcional de las fibras motoras tres grupos, fibras alfa exclusivamente esqueletomotoras, fibras gamma exclusivamente fusimotoras y fibras beta mixtas. Histologicamente el rango de diámetros de las fibras alfa comprendería desde 8 a 20 micras, el de las gamma de 2 a 8 micras. Las fibras beta no son diferenciables por su diámetro de las alfa.

## 2.- LA INERVACION SENSORIAL

La clasificación de las fibras aferentes presenta un mayor grado de complejidad al estar en uso clasificaciones basadas en diseños experimentales distintos lo cual conduce a un cierto grado de irracionalidad puesto que no son exactamente superponibles.

LLOYD (1943) clasificó las fibras aferentes musculares en base al material experimental obtenido mediante el estudio de los reflejos medulares por estimulación eléctrica de intensidad variable de nervios musculares y cutáneos. La clasificación se hizo en tres grupos para las fibras mielínicas y un cuarto para las amielínicas. El primer grupo incluía las fibras más gruesas y de procedencia exclusivamente muscular, el segundo las fibras de menor diámetro que predominaban a nivel de los nervios cutáneos aunque sin faltar en los musculares y el tercer grupo las fibras más finas y presentes en proporción semejante en ambos tipos de nervios. El grupo cuarto sería el de las fibras C amielínicas. La correspondencia histológica publicada algo después (LLOYD y CHANG, 1948) establecía para el grupo I un rango que comprendía los diámetros entre 12 y 20 micras con un máximo de frecuencia en el valor de 15-17 micras; el grupo II ocuparía un rango desde 6 a 12 micras, con pico a nivel de 6-7 micras y el grupo III incluiría valores de 1 a 4 micras y máximo en 3 micras.

Casi simultáneamente (REXED y THERMAN, 1948) se publicaban resultados similares, clasificando las fibras también en tres grupos pero con algunas diferencias así las de mayor calibre estarían en un rango de 10 a 17 micras, máximo en 12-13, las medi-

as de 4 a 10 micras y las finas de 1 a 4 micras con máximos en 6-8 y 2-3 micras respectivamente. Las diferencias se explicarían en cuanto a los diámetros por los distintos métodos de coloración empleados y respecto a las proporciones que cada grupo tendría respecto del total ( muy marcado para el valor de 3 micras en los datos de LLOYD) por la posibilidad de contaminación por fibras en regeneración en cuanto que el trabajo se realizó sobre gatos sacrificados a los 103-122 días del postoperatorio. Cuando los datos se obtienen a los 28 días (BARKER, IP y ADAL, 1962) además de desaparecer el pico de 3 micras, la separación entre los grupos II y III se hace mucho menos clara. En cualquier caso la clasificación trimodal se ha revelado útil y como se verá más adelante justificada funcionalmente por lo que se ha mantenido en la literatura.

Aunque LLOYD consideraba su clasificación válida para los nervios de procedencia muscular y cutánea, esta ha sido utilizada generalmente en la literatura para referirse a las aferentes musculares, mientras que para las aferentes cutáneas se prefería la clasificación de ERLANGER y GASSER (1937) en fibras A y C con las subdivisiones en alfa, beta , gamma y delta para las primeras, clasificación modificada posteriormente por GASSER (1960) en A, alfa y delta y C.

El uso de ambos tipos de clasificaciones sin indicación de otras características junto con la clasificación ya señalada de las fibras motoras introduce confusión en la literatura y así una fibra con 3 micras de diámetro puede ser denominada indistin<sup>ta</sup>tamente como gamma, A delta o tipo III según sea motora en el primer caso o de cualquier tipo en el segundo y tercero. Para obviar este inconveniente en lo que sigue utilizaremos exclusivamente las denominacio-



17.

nes alfa, beta y gamma para las fibras motoras de acuerdo con la clasificacion funcional indicada y las denominaciones en grupos de LLOYD únicamente para referirnos a fibras sensitivas de origen muscular.

## C A P I T U L O    I I

### DESARROLLO HISTORICO DE LOS CONOCIMIENTOS ACERCA DE LOS RECEPTORES MUSCULARES.

El grado de complejidad a que se ha llegado actualmente en la descripción morfológica y funcional de unos receptores inicialmente considerados como de estructura sencilla es difícil de entender si no se tiene presente la evolución temporal de los más de 1.500 trabajos publicados sobre el tema (ELDRED, YELLIN, GADBOIS y SWEENEY, 1967).

Cabe distinguir en este proceso dos épocas, la que iría desde los primeros trabajos publicados y que se i-

nicia en la segunda mitad del siglo pasado y termina casi cien años después y la que cubre los últimos quince años.

En la primera que merece el nombre de Epoca Clásica se sentaron las bases morfológicas primero y luego funcionales de los receptores musculares. En la segunda todavía en pleno desarrollo se produjo con el comienzo de la década de los 60 una explosión investigadora que sin invalidar los datos ya conocidas contribuyó a añadir tal número de detalles que hizo de los receptores musculares una de las partes mejor conocidas del sistema nervioso al tiempo que planteó toda una serie de interrogantes a muchos de los cuales todavía no se les ha dado respuesta.

Aunque la división en dos épocas es válida tanto para el desarrollo de los conocimientos morfológicos como fisiológicos el desarrollo de los últimos lleva sistemáticamente un cierto retardo con respecto a los primeros por lo que las fechas límite entre ambas épocas es un tanto diferente para unos y otros y no deben ser entendidas en terminos absolutos sino indicativos.

## 1.- EPOCA CLASICA

En lo que respecta al conocimiento de la estructura de los husos musculares se inicia en 1851 y se extiende por espacio de algo más de un siglo hasta 1956; en lo que se refiere a los datos fisiológicos los primeros registros de actividad eléctrica procedentes de un órgano receptor no se obtienen en forma aislada hasta 1926, pudiéndose fijar el final de esta primera época hacia 1959.

Las primeras descripciones histológicas señalaban simplemente la presencia de estructuras diferenciables del resto de la masa muscular HASSALL (1951) y WEISSMAN (1961) y la descripción princeps de órganos formados por elementos musculares y nerviosos fué dada casi simultáneamente por KÖLLIKER (1862) para la rana y KÜHNE (1863) en los mamíferos, pero mientras el primero los consideraba erróneamente como centros germinativos musculares formados por fibras en división (MUSKELKNOSPEN) el segundo se limitó a denominarlos por su aspecto (MUSKELSPINDELN) nomenclatura que se ha mantenido en la literatura.

Sin embargo fueron CAJAL (1888) y KERSCHNER (1888 (a), (b)) los que reconocieron, por primera vez, el carácter sensitivo de los husos neuromusculares, aunque su comunicación pasó completamente desapercibida, hasta el punto que CAJAL (1897) consideró necesaria su reedición mereciendo una nota sobre la prioridad de su descubrimiento publicada por RUFFINI (1899) sin que pese a ello

reconociese mundialmente su hallazgo. En su trabajo CAJAL establecía también por primera vez la existencia a nivel del huso neuromuscular de terminaciones de naturaleza motora (GALLEGO, 1959) e insistía en que se trataba de un hecho general puesto que la doble inervación se encontraba no sólo en la rana sino en la lagartija, conejo, conejo de indias y rata.

Dos años después de la publicación de CAJAL, DNANOFF (1890) presentaba evidencia experimental acerca de la inervación motora señalando como la sección de la raíz ventral de la médula espinal provocaba la degeneración de algunas de las fibras que inervaban el huso neuromuscular.

Ambos trabajos fueron ignorados en la clásica revisión de SHERRINGTON (1894) que cerró la controversia sobre el carácter sensorial de los husos musculares al demostrar que tras la sección simultánea intradural de ambas raíces medulares, dejando intacto el soma de las neuronas del ganglio raquídeo, persitía la inervación del huso muscular por una o varias fibras mielínicas de diámetros comprendidos entre las 7 y 18 micras. Casi simultáneamente RUFFINI (1892, 1893 (a), (b), 1897, 1898) expresaba la misma opinión en base a sus revisiones acerca de las terminaciones nerviosas a nivel del huso neuromuscular estudiadas por impregnación con el cloruro de plata.

A partir de los trabajos de ambos au

tores, que fueron ampliamente utilizados en la literatura posterior, se aceptó de forma general la significación sensorial del huso muscular ~~ce~~errándose una discusión que duraba ya más de treinta años para un problema que como el propio CAJAL indicaba " yo consideré siempre fuera de discusión por lo eminentemente racional" CAJAL (1897).

No corrió la misma suerte la aceptación de la inervación motora y así mientras CAJAL (1909) insiste en señalar su presencia en anfibios, reptiles y mamíferos, hubo que esperar hasta los trabajos de BOEKE (1927), HINSEY (1927), HINES y TUBER (1928) y CUAJUNCO (1932) para que se aceptase la hipótesis de CAJAL tras la demostración de la persistencia de inervación luego de la sección de la raíz dorsal y su desaparición sólo después de la radiculotomía ventral.

Durante los siguientes treinta años poco más se añadió a la descripción clásica del huso hasta el punto de que la revisión de BARKER (1948) no aporta ningún hallazgo importante a lo que ya se conocía.

En el campo fisiológico el trabajo comenzó considerablemente retrasado respecto del histológico, el registro eléctrico de la actividad receptora no comenzó hasta la puesta en marcha de la técnica de fibra aislada por ADRIAN y ZOTTERMAN (1926) siendo los trabajos de D.H.C. MATTHEWS (1931, 1933) los que sentaron

las bases acerca del comportamiento de los receptores musculares y de sus distintos tipos de estimulación, consiguiendo diferenciar funcionalmente los husos musculares de los órganos tendinosos de Golgi.

Basándose en los trabajos de HURSH (1939); HUNT y COOPER (1959, 1961) establecieron la diferenciación funcional entre los dos tipos de terminaciones sensoriales a nivel del huso. Por su parte LEKSELL (1945) establecía la función motora intrafusar de las fibras gamma y su acción de control mediante el aumento de la sensibilidad del receptor. Finalmente se inicia el estudio de la variación eléctrica intracelular que la estimulación del receptor provoca en el registro, todavía mediante técnicas extracelulares, del potencial de receptor del huso, en la rana, KATZ (1949).

## 2.- EPOCA ACTUAL

Se inicia un poco antes de la década de los 60 en el campo morfológico con la sugerencia de COOPER y DANIEL (1956) y BOYD (1956) quienes, independientemente, señalan la posibilidad de existencia de dos tipos de fibras musculares intrafusales distintas procedentes no de estadios distintos del desarrollo como se suponía (CUAJUNCO, 1927) sino como dos entidades morfológicas separables desde su origen.

La posibilidad fué confirmada por otros autores (SWET y ELDRED, 1960; BARKER y GIDUMAL, 1961) y por los subsiguientes estudios de BOYD (1962 (b)) y COOPER y DANIEL (1963) siendo aceptada de forma general la clasificación de BOYD (1960) de las fibras musculares intrafusales en fibras con núcleos en saco y fibras con núcleos en cadena.

Simultáneamente con la descripción de las dos entidades morfológicas de fibras intrafusales se describe (BOYD 1962 (b); COOPER y DANIEL, 1963; y BARKER, 1967) distinta disposición de los terminales aferentes secundarios sobre cada tipo de fibra muscular intrafusar. También en la misma época (COERS y DURAND, 1956 y posteriormente HESS, 1961 (a)) mediante la técnica de colinesterasa se describen dos tipos de terminaciones motoras, unas con el típico aspecto de placas y situadas en las zonas polares de las fibras intrafusales y otras



de aspecto más difuso y de situación ecuatorial. Los resultados son confirmados (BOYD, 1962 (b); y BARKER, 1967) y se inicia la controversia acerca del tipo de fibra muscular sobre el que termina cada tipo de fibra motora y para resolver la cual ha sido imprescindible aunar las técnicas de registro eléctrico con las de marcaje intracelular (BARKER y cols., 1971, 1973).

Desde el punto de vista del estudio funcional se prosigue trabajando acerca de las características diferenciales en cuanto a su sensibilidad a la velocidad del movimiento de las fibras aferentes (JANSEN y MATTHEWS, 1962 (a) y (b)); se describe la posibilidad de dividir por sus efectos las fibras fusimotoras en estáticas y dinámicas (MATTHEWS, 1962), completándose el estudio recientemente (BESSOU y PAGES, 1972) mediante el registro intracelular de la actividad eléctrica de las fibras intrafusales desarrollado por estimulación de ambos tipos de fibras fusimotoras.

Por otro lado se progresa en el conocimiento de las características del potencial de receptor (OTTOSON y SHEPHERD, 1965; ITO, 1969; y HUNT y OTTOSON, 1973) y tras la introducción en el estudio de los receptores del análisis armónico (PRINGLE y WILSON, 1952) se describe la función de transferencia de las terminaciones primarias y secundarias frente a cambios sinusoidales de la longitud muscular de pequeña amplitud (MATTHEWS y STEIN, 1969 (a); POPPELE y BOWMAN, 1970; ROSENTHAL, MCKEAN, ROBERTS y TERZUOLO, 1970).

## C A P I T U L O    I I I

### ESTRUCTURA DEL HUSO MUSCULAR

El huso muscular es un órgano receptor formado por un haz de fibras musculares especializadas, envueltas por una cápsula conectiva, bañadas por un líquido intracapsular y provisto de una doble inervación , sensitiva y motora.

## 1.- CAPSULA Y LIQUIDO INTRACAPSULAR

Es precisamente la cápsula la responsable de la forma en huso del receptor, pues mientras que el haz de fibras musculares se mantiene en un diámetro de unas 30 micras en toda su longitud, el diámetro capsular varía desde las 80 hasta cerca de las 200 micras en dirección polar-ecuatorial (MATTHEWS, 1972). CAJAL (1909) describe la cápsula como una estructura similar a la vaina de Henle de los nervios, al tiempo que señala como acaba a nivel de la zona polar del huso confundiendo con el sarcolema de las fibras intrafusales.

La longitud de la cápsula varia con el número de terminaciones sensoriales entre límites del orden de 2,2 a 4,3 mm. (en el m. tenuissimus del gato) con un espesor máximo del orden de 100-150 micras y paredes de 10 a 15 micras. (BARKER, 1974). El aspecto de la cápsula es laminar debido a la alternancia de capas celulares en disposicion concéntrica con capas de fibras colágenas (OTTOSON y SHEPHERD, 1971).

Ultraestructuralmente (MERRILLEES, 1960 GRUNER, 1961; LANDON, 1966; CORVAJA, MARINOZZI y POMPEIANO, 1969; GOGLIA, 1970 BANKER y GIRVIN, 1971) las células que forman la cápsula presentan abundantes vesículas de picnocitosis, polirribosomas y gránulos de glucógeno, con pequeñas mitocondrias; estando rodeadas de una membrana basal e interdigitándose unas con otras para formar una lámina monocelular. Se han descrito fusiones de membrana del tipo "tight junctions" o desmo-

sonas. El número de estas láminas monocelulares varía con las especies encontrándose valores que oscilan entre las 6 a las 15 láminas, siendo mayor su número cuanto mayor es la evolución de la especie, al menos en lo que se refiere a las estudiadas (rata, gato, perro y hombre). En lo que se refiere a las láminas de fibras colágenas, en las más externa e interna se pueden encontrar algunos fibrocitos, diferenciables de las células de la membrana por la falta de membrana basal, su menor contenido vesicular y también por su escaso citoplasma.

COOPER y DANIEL (1963, 1967) y GLADDEN (1972 (a), (b)) señalan la existencia de una red de fibras elásticas alrededor de las fibras musculares intrafusales en su porción polar, de disposición longitudinal y que al penetrar en la zona ecuatorial se resuelve en el caso de las fibras de núcleos en saco, mientras que aumenta si se trata de fibras con núcleos en cadena y sobre la que se especula respecto a la posibilidad de que confiriese algún tipo de característica mecánica diferencial a cada tipo de fibra.

En lo que respecta al espacio periaxial se comporta de forma similar a la cápsula en lo que se refiere a su longitud puesto que también depende del número de fibras sensoriales con medidas del orden de 0,39 a 1,9 mm. (BARKER, 1974).

Aparte de la cápsula propiamente dicha, las fibras intrafusales disponen de otra envoltura en su zona ecuatorial

al, probablemente con una función de protección mecánica, aunque el hecho de ser esta zona precisamente la más directamente relacionada con el terminal sensitivo es posible que realice alguna misión sensorial que por el momento no está confirmada.

El líquido intracapsular fué supuesto de naturaleza linfática por SHERRINGTON (1894) al conseguir impregnar lo por inyección de los linfáticos de la pata, sin embargo VON BRZEZIN SKI (1961) no confirma estos resultados e indica que la cápsula además de mantener un aislamiento entre el espacio intracapsular y el extra-capsular relativamente grande es posible que sea la que produce el líquido intracapsular dada la alta concentración en ácido hialurónico presente en este. Conocidas las propiedades viscosas del ácido hialurónico no es descabellado pensar que una de las funciones del fluido intracapsular fuese la protección mecánica. Más recientemente BRIDGMAN y ELDRED (1964) sugieren que puede desempeñar algún papel en la distribución de presiones en el interior del huso.

Sin embargo no parece haber gran diferencia entre las propiedades receptoras de husos musculares con y sin líquido intracapsular, en la tortuga, la cápsula se dispone estrechamente unida con las fibras musculares y las terminaciones sensoriales, (CROWE y RAGAB, 1970) desapareciendo el líquido intracapsular y proporcionando por lo tanto un tipo de preparación útil a efectos comparativos, OTTOSON: (1972 (a)) no encuentra diferencias claras entre la descarga receptora de husos aislados de tortuga y de rana, que sí posee líqui

do intracapsular, ante el estiramiento pasivo.

En conclusión, pues, la posible función de la cápsula y del fluido permanece sin aclarar pese a las varias hipótesis propuestas.

En el interior del huso aparecen además numerosas células satélites de aspecto fusiforme y orientadas longitudinalmente. Se localizan preferentemente en la zona equatorial y en la superficie de las fibras musculares y de los terminales sensoriales. Se desconoce cual sea su función (OTTOSON y SHEPHERD, 1971).

## 2.- FIBRAS MUSCULARES INTRAFUSALES

Aunque ya inicialmente se describió una cierta variedad en el número y tamaño de las fibras musculares del haz intrafusar, el hecho más característico presentado en las revisiones clásicas (RUFFINI, 1893 (b)) fué el distinto aspecto que presentaban se gún se observasen en la zona equatorial o en la zona polar. Mientras que las fibras musculares presentaban una estriación aparente en sus porciones polares, en la zona central y en una longitud de unas 400 mi cras, esta desaparece acumulándose los núcleos celulares en lo que CAJAL (1909) denomina zona granulosa o protoplásmica.

Esta descripción relativamente simple se mantuvo hasta la introducción (BOYD, 1960) de la división en dos en tidades morfológicas distintas de las fibras intrafusales, con la denominación de fibras con núcleos en saco y fibras con núcleos en cadena. El interés de la clasificación radica en que junto a una diferenciación puramente morfológica existe una diferenciación funcional que se co rresponde con ella.

La división en dos grupos se originó como sugiere la denominación escogida por la distinta disposición de los núcleos en la fibra muscular, no obstante estos, como en el resto de las fibras musculares esqueléticas y de acuerdo con las descripciones clásicas se disponen de forma longitudinal a lo largo de toda la fibra. Las diferencias a que se refiere la clasificación sólo se encuentran

a nivel de la zona equatorial, en esta la densidad de núcleos aumenta de forma considerable hasta el punto de que se propuso para ella el nombre de zona del saco nuclear (BARKER, 1948), este aumento se produce para ambos tipos de fibras intrafusales por lo que estrictamente ambas son fibras con los núcleos en saco, la clasificación de BOYD surge del hecho de que en el corte transversal, la disposición de los núcleos en las fibras más gruesas es tal que permite encontrar mas de un núcleo seccionado en el mismo plano, mientras que en las más finas sólo se en cuenta uno.

El nombre de fibras de núcleos en saco se reserva, pues, para aquellas que estudiadas en una longitud suficiente en la zona equatorial muestran más de un núcleo, mientras que el de fibras con núcleos en cadena se aplica a aquellas que en las mismas con diciones permiten descubrir tan sólo un núcleo.

La zona de alta densidad de núcleos se continua de forma insensible con lo que denominó BARKER (1948) región del miotubo en que la densidad de núcleos decrece en favor del resto de los constituyentes citoplásmicos.

La zona ecuatorial, aunque inicialmente descrita como desprovista de estriación en realidad no lo está, y con microscopía electrónica (LONDON, 1966; ADAL, 1969; CORVAJA, MARINOZZI y PO PEIAND, 1967, 1969, 1970) es posible demostrar la existencia de miofila-



mentos más abundantes en las fibras de núcleos en cadena, hasta el punto de ser visibles en algunos casos al microscopio de luz (COOPER y DANIEL, 1963).

En la rana el contenido de miofilamentos se reduce no obstante en más de un 85%, disolviéndose en una complicada red de fibras conectivas, que indujo a KATZ (1961) a proponer para la zona ecuatorial el nombre de zona reticular en oposición al de zona compacta para la que por su contenido en miofilamentos se asemeja a las fibras extracapsulares, además en el interior de la fibra intrafusar y en la región próxima a los contactos con las fibras sensoriales se encuentra, también en la rana, una estructura escaleriforme compuesta por un material filamentoso orientado longitudinalmente e interrumpido por discos de alta densidad electrónica para la que el mismo KATZ sugiere una función de microtendones intracelulares entre los miofilamentos y los contactos sensoriales.

La disposición nuclear no es la única diferencia entre los dos tipos de fibras, las de núcleos en saco son en general más gruesas que las de núcleos en cadena y este mayor diámetro no se debe a la disposición de los núcleos puesto que se mantiene en toda la longitud de la fibra. Aunque generalmente se acepta el mayor diámetro de las fibras en saco, no es un hecho tan generalizado como se podría suponer en vista a las revisiones de la literatura. Así los histogramas de diámetros de fibras intrafusales muestran un al

to grado de variación no sólo interespecies sino con los distintos músculos de una misma especie, en algunos de los casos se solapan casi totalmente (SWETT y ELDRED, 1960; BARKER y GIDUMAL, 1961; COOPER y DANIEL, 1963; LANDOM, 1966; JONES, 1966 y ADAL, 1969).

En general, se acepta, que si es posible encontrar diferencia en el diámetro de las fibras, las más gruesas coinciden con las de núcleos en saco y las más finas con las de núcleos en cadena, pero que la distribución por diámetros no es un parámetro válido para una clasificación biunívoca (MATTHEWS, 1972). No es posible por lo tanto establecer un diámetro típico para cada tipo de fibra, si bien, en el gato, podrían aceptarse valores del orden de 25 micras para las fibras de núcleos en saco y de 12 micras para las de núcleos en cadena (LAPORTE y EMMONET-DENAND, 1973).

Otro carácter morfológico diferencial entre uno y otro tipo de fibra se refiere a su longitud, siendo usualmente mayores las fibras de núcleos en saco que las de núcleos en cadena. Tampoco es un carácter constante y depende asimismo de la especie y el tipo de músculo, en el gato y de forma aproximada se puede aceptar como representativa una longitud del orden de 7 mm. para las primeras y de unos 4 mm. para las segundas (BOYD, 1962 (b)). Debido a su distinta longitud las fibras en saco sobrepasan la extensión de la cápsula, mientras que las fibras en cadena suelen terminar con esta o todo lo más sobrepasarla ligeramente (BOYD, 1962; COOPER y DANIEL, 1963; PORAYKO y SMITH 1968).

También se ha descrito distinto comportamiento de las fibras intrafusales en los procesos de atrofia muscular experimental provocada por desaferentación, inmovilización del miembro o tenotomía. SHERRINGTON (1894), BATTEN (1897), HORSLEY (1897), MAYNARD y TIPTON (1971) y MAIER, ELDRED y EDGERTON (1972) señalan que los cambios morfológicos son sistemáticamente de menor cuantía en las fibras intrafusales respecto de las extrafusales, y los últimos precisan además que son más marcados en las fibras en saco que en las de cadena nuclear en el caso de atrofia por inmovilización y en el de hipertrofia por denervación de los músculos sinergistas.

TOWER (1932) indica que la desaferentación por sección de la raíz ventral provoca una atrofia intrafusar más marcada a nivel polar, y en cambio la desaferentación induce cambios de mayor significación a nivel equatorial con disminución de la densidad nuclear y aumento de miofilamentos. BOYD (1962 (b)) por su parte señala que el grado de atrofia por sección ventral es más marcado en las fibras de núcleos en cadena acentuando la diferencia de diámetros que ya existe en condiciones normales.

En conclusión existe una cierta evidencia a favor de que las fibras de núcleos en saco son más resistentes a la atrofia neurógena que las de núcleos en cadena, mientras que la situación se invierte respecto de la atrofia miógena. En cualquier caso ambos tipos son más resistentes a los dos tipos de atrofia que las fibras extrafusales.

Respecto al comportamiento histoquímico el problema se complica, algunos autores diferencian dos tipos de fibras indicando una mayor actividad para la miosina ATP-asa en las fibras de núcleos en cadena (SPIRO y BEILIN, 1969 (a); NYSTROM, 1967 y MAIER, ELDRED y EDGERTON, 1972) que también presentarían mayor actividad para ATP-asa mitocondrial (HENNEMAN y OLSON, 1965; y BARKER, STACEY y ADAL, 1970), menos mioglobina (JAMES, 1968) y mayor actividad para la NADH di<sub>2</sub>forasa (MAIER, ELDRED y EDGERTON, 1972). Sin embargo YELLIN (1969) describe hasta cuatro tipos de fibras intrafusales estudiando la actividad de fosforilasa y succínico deshidrogenasa. Más interés presentan los resultados obtenidos con la reacción de la miosin ATP-asa puesto que es posible establecer una relación entre esta y la velocidad de acortamiento muscular (BARANY, 1967; GUTH y SAMAHA, 1969 y SAMAHA, GUTH y ALBERS, 1970). Mediante esta técnica BARKER y STACEY (1970) describen, en el conejo tres tipos de fibras intrafusales diferenciables histoquímicamente. OVALLE y SMITH (1972) estudiando los husos musculares del gato y del macaco Rhesus confirman la existencia de tres tipos de fibras intrafusales en ambas especies.

De acuerdo con YELLIN y GUTH (1970) las fibras extrafusales se podrían clasificar en tres grupos; el alfa (tipo II B de BROOKE y KAISER (1970)), formado por fibras musculares gruesas y ATP-asa ácido-lábil y alcalino-estable; el beta (tipo I de BROOKE y KAISER) de fibras musculares finas y ATP-asa ácido-estable y alcalino-lábil y finalmente el grupo alfa-beta (tipo II A de BROOKE y

KAISER) de fibras con diámetro intermedio y con ATP-asa de labilidad intermedia. Siguiendo este criterio OVALLE y SMITH dividen las fibras intrafusales en tres tipos, dos de ellos corresponden a las fibras en saco y son denominados tipo 1 y 2 correspondiéndose bastante estrechamente con los tipos beta y alfa-beta de YELLIN y GUTH y el otro formado por las fibras en cadena y que por sus propiedades citoquímicas sería similar al grupo alfa. Pese a la concordancia de resultados en las tres especies estudiadas no existe hasta el momento evidencia experimental que apoye una diferenciación funcional en tres tipos de fibras intrafusales, sin embargo, parece prematuro rechazar definitivamente dicha posibilidad puesto que el estudio de las características funcionales de las fibras musculares intrafusales se encuentra todavía en sus comienzos y existen muy pocos datos experimentales al respecto.

Desde el punto de vista ultraestructural se han descrito también algunas diferencias (ADAL, 1969; y CORVAJA, MARINOZZI y POMPEIANO, 1969) de forma que las miofibrillas de las fibras en saco se dispondrían de forma más regularmente ordenada que en las de núcleos en cadena, las cuales a su vez presentan un mayor contenido en sarcoplasma.

Otra diferencia, aunque no generalizada entre las fibras intrafusales es el número en que se encuentran en el huso muscular. La norma es que las fibras en cadena sean más abundantes que las de núcleos en saco, y en general, en los mamíferos, la proporci

ón suele ser de dos de las primeras por cada una de las segundas, aunque existen marcadas diferencias interespecies.

Los husos musculares, en la escala animal aparecen por vez primera en los anfibios, estando los peces desprovistos de ellos. En los urodelos MATHER y HINES (1934) señalan también su ausencia aunque describen unas estructuras sensoriales que consideran husos "primitivos". En los anuros se realizaron las primeras descripciones de los husos musculares (KOLLIKER, 1862) y dentro de ellos dos tipos de fibras intrafusales descritas casi simultáneamente con las de los mamíferos por BARKER y COPE (1962) y SMITH (1963, 1964 (a) y (b)), siendo denominadas gruesas y finas. En los reptiles la estructura de los husos musculares presenta algunas características especiales. Los husos de las serpientes y los lagartos rara vez tienen más de una fibra intrafusar (REGAUD y FAVRE, 1904; PROSKE, 1967, 1969), pero existen dos tipos de husos clasificables de acuerdo con la morfología de la cápsula. Los husos de cápsula corta y ancha contienen una fibra muscular similar a las de núcleos en saco de los mamíferos, mientras que los husos con cápsula larga y fina contienen un tipo de fibra más parecido a las extrafusales y a las del tipo de núcleos en cadena. En las tortugas los husos son de tipo multifibrilar (HUBER y DE WITT, 1897), aunque es posible encontrar algunos monofibrilares (GIACOMINI, 1898).

En las aves, los datos disponibles acerca de los husos musculares son muy escasos, habiendo sido descritas, des

de el punto de vista del desarrollo embriológico (SAMPAOLO, 1965) una cierta variedad de husos. En general estos son del tipo multifibrilar conteniendo de una a ocho fibras musculares provistas de saco nuclear (BARKER, 1968).

Los mamíferos son junto con los anuros la clase mejor estudiada. Han sido descritos dos tipos de fibras intra fusales después de las descripciones princeps en el gato (BOYD, 1956) y en el hombre (COOPER y DANIEL, 1956) en casi todas las especies estudiadas; rata (LANDON, 1966 y PORAYKO y SMITH, 1968), oveja (BARKER, 1968), opossum (JONES, 1966), ardilla, armadillo y erizo (BARKER y HUNT, 1964) etc.

El conejo, en cambio, parecía una excepción a la regla. BARKER y HUNT (1964) con microscopio óptico encontraban usualmente un sólo tipo de fibra intrafusar similar a las de núcleos en saco. El problema era interesante pues dificultaba la interpretación de los hallazgos funcionales acerca de la dualidad de efectos de las fibras fusimotoras pero SPIRO y BEILIN (1969 (b)), DURING y ANDRES (1969) y CORVAJA y POMPEIANO (1970) distinguen histoquímica y estructuralmente dos tipos de fibras en el conejo, aceptando la posibilidad de distinto comportamiento contráctil pese a tener ambas el mismo aspecto morfológico al microscopio óptico.

Se acepta, pues, que la existencia de dos tipos de fibras intrafusales desde el punto de vista morfológico

es un hecho general, no sólo en los mamíferos sino también en otras especies del reino animal. Sin embargo la clasificación en solamente dos tipos, a la vista de los recientes resultados obtenidos mediante técnicas histoquímicas y la utilización del microscopio electrónico, parece demasiado simple por lo que sería más cercana a la realidad una clasificación que incluyera un tipo de fibra intermedio.

Naturalmente, desde el punto de vista funcional la clasificación de BOYD sólo tendría interés si se correspondiesen las diferencias morfológicas con diferencias en el tipo de contracción o en alguna otra propiedad fisiológica de las fibras intrafusales.

En la rana, KATZ (1949, 1961) indica que la inervación intrafusar procede de una parte de axones motores normales por lo que las fibras intrafusales se comportarían como fibras musculares de contracción rápida y puesto que también existen axones motores finos sugiere que por lo tanto debe haber fibras intrafusales de contracción lenta. EYZAGUIRRE (1957, 1958) lo confirma, señalando la presencia de fibras intrafusales rápidas y lentas y desde el punto de vista morfológico GRAY (1957) añade el dato de la existencia de dos tipos de terminaciones motoras intrafusales. Sin embargo KOKETSU y NISHI (1957 (a) y (b)) en base a registros obtenidos mediante microelectrodos indican que cada tipo de fibra intrafusar es capaz de comportarse como lenta o como rápida. Por su parte SMITH (1964 (a) y (b)) en el sapo en



cuenta dos tipos de fibras intrafusales, de innervación distinta, pero, ambas con propiedades contráctiles similares a las de las fibras de contracción rápida de la rana. La contradicción parece resolverse, en parte, con la descripción de PAGE (1964) que encuentra que uno de los tipos de fibras intrafusales de la rana es evidentemente del tipo de las fibras extrafusales rápidas, mientras que el otro tipo de fibra intrafusar presenta características intermedias entre el comportamiento típico de las fibras lentas y las rápidas.

En los mamíferos KUFFLER, HUNT y QUILLIAM (1951) indican que las fibras intrafusales son del tipo de las fibras lentas, mientras BOYD (1958) señala que se contraen de forma rápida y EYZAQUIRRE (1960) registra potenciales de acción intrafusales propagados, lo que apoyaría el último punto de vista. Sin embargo, BESSOU y LAPORTE (1965) en el tenuissimus del gato encuentran potenciales bifásicos y trifásicos propagados, similares a los descritos por EYZAQUIRRE, pero además, al estimular fibras fusimotoras dinámicas hallan potenciales de acción lentos, monofásicos y no propagados. BESSOU y PAGÈS (1972) mediante registro intracelular en el tenuissimus del gato, confirman los resultados previos obtenidos extracelularmente, señalando que la estimulación de axones fusimotors estáticos produce en un tercio de los casos potenciales de acción propagados, y en el resto de ellos potenciales de placa motora. La estimulación repetitiva produce sumación y a consecuencia de ello la aparición de potenciales de acción. La estimulación de axones fusimotors dinámicos, por su parte, nunca pro

voca potenciales de acción, así como la estimulación repetitiva, aunque produce sumación no es capaz de llegar al potencial de acción propagado. Los autores concluyen, en base a evidencia indirecta, que los potenciales de acción propagados producirían contracciones de toda la fibra muscular del tipo "en sacudida", mientras que los potenciales no propagados inducirían contracciones locales.

Si, como sugirió BOYD (1962 (b)), cada tipo de fibra intrafusal recibe distinto tipo de inervación motora el interés y significación funcional de cada tipo de fibra estaría resuelto, sin embargo la evidencia histológica y funcional abunda en sentido contrario y el comportamiento funcional de las fibras intrafusales parece depender más del tipo de terminación motora estimulada que de la estructura histológica de la fibra muscular (véase más adelante). En contra de este punto de vista irían los hallazgos de SMITH (1966) sobre el comportamiento de las fibras intrafusales en la rata ante la estimulación eléctrica directa, pues señala la existencia de dos tipos de fibras musculares intrafusales, unas, las más finas, que se contraerían rápidamente y otras, más gruesas, que exhibían tan sólo pequeños movimientos. Además las primeras serían capaces de presentar contracciones espontáneas, mientras que las segundas no. Hasta que punto una fibra muscular que ante el estímulo eléctrico directo es incapaz de responder con una contracción rápida, mediante la estimulación de un axon motor estático es capaz de hacerlo, es algo que todavía no está resuelto y que requiere trabajo experimental adicional antes de responder.

En resumen es un hecho bastante general que a nivel del huso muscular existen, al menos, dos tipos distintos de fibras musculares y que son distinguibles por una serie de caracteres morfológicos, sin embargo no existen suficientes pruebas a favor de que ello implique un distinto comportamiento funcional y que este no se deba más bien al tipo de inervación motora que reciba la fibra.

### 3.- INERVACION MOTORA DEL HUSO MUSCULAR.

Descrita inicialmente por CAJAL (1888) en la actualidad ha sido considerablemente enriquecida al describirse a nivel del huso varios tipos de terminaciones motoras, morfológica y funcionalmente distintas en las cuales se basa la interpretación de gran parte de los hallazgos acerca de la fisiología de los husos en cuanto a órganos sensoriales controlados por el sistema nervioso central.

CAJAL describe la terminación motora como similar a las terminaciones extrafusales, aunque de tamaño algo menor y situada en la zona polar del huso muscular, alejada del ensanchamiento fusiforme en la porción de las fibras en que estas presentan estriación clara. Esta fué la descripción que se mantuvo clásicamente hasta que COERS y DURAND (1956) utilizando la técnica de la colinesterasa encuentran en la rata, gato y hombre que la región con inervación motora se extiende no solamente por las zonas polares como se admitía sino prácticamente por todo el huso, respetando tan sólo una zona de aproximadamente 300 micras en la región ecuatorial. KUPFER (1960), en el hombre; HESS (1961 (a)) en el ratón y el conejo; y COERS (1962) en rata gato y hombre, confirman los resultados anteriores, introduciendo HESS la denominación de "terminaciones difusas " para las encontradas en la zona ecuatorial y el de "placas motoras" para las polares.

BOYD (1962 (b)) en su descripción de nomina a las nuevas terminaciones "terminaciones en retículo", mientras que BARKER e IP (1965) las bautizan como terminaciones "en re-guero". La introducción de la nueva nomenclatura presenta problemas en castellano, la denominación de HESS "diffuse multiterminal endings" es redundante, pero en cambio muy descriptiva, la de BOYD "network" procede probablemente de un defecto de tinción y no está de acuerdo con el aspecto real de la terminación; el término "trail" de BARKER e IP se podría traducir simplemente por "alargado" que, aunque cubre uno de los aspectos de la terminación, la considerable distancia entre el nodo terminal y las ramificaciones finales que establecen los contactos sinápticos, no tiene en cuenta el considerable número de ramificaciones, más apropiado sería quizás la denominación de "terminación alargada múltiple" que tiene en cuenta ambos detalles y que será la que utilizaremos en lo sucesivo.

Este tipo de terminación recuerda no tablemente a las terminaciones "en racimo" de TSCHIRIEV (1879) encontradas en los músculos de vertebrados inferiores (HESS, 1960, 1961 (b), 1963) y en los músculos extraoculares de mamíferos (HESS, 1961 (c); , HESS y PILAR, 1963).

Las terminaciones se encuentran situadas en una zona de, aproximadamente, un milímetro de longitud a ambos lados de la región central del huso (BARKER, 1967) y se diferencian

de las terminaciones en placa, no sólo por su aspecto al microscopio de luz sino también por su ultraestructura. El carácter diferencial más claro es la ausencia de pliegues en la membrana postsináptica de las terminaciones alargadas (BARKER, STACEY y ADAL, 1970), en lo que coinciden con el aspecto de las terminaciones en racimo del oblicuo superior del gato (PILAR y HESS, 1966).

Existen dos tipos de terminaciones en placas (BARKER, 1966 (a)), las denominadas tipo I y tipo II, o, ~~a~~ breviadamente, p1 y p2 respectivamente.

Las placas tipo p1 son muy similares a las terminaciones motoras extrafusales y BARKER (1967) señala que ha podido observar, en algunos casos, como la misma fibra proporciona una terminación intrafusar p1 y terminaciones extrafusales normales. Para completar la semejanza la sección de los axones motores provoca la degeneración simultánea de las terminaciones extrafusales y de las placas p1 (BARKER, STACEY y ADAL, 1970), mientras que las p2 y las terminaciones alargadas múltiples degeneran más tarde. En base a estos datos se sugiere que las terminaciones intrafusales p1 proceden de las llamadas fibras motoras beta que inervan simultáneamente fibras musculares intra y extrafusales. La sugerencia es coherente con los experimentos de degeneración puesto que esta, está relacionada con el diámetro del axon, siendo más rápida cuanto mayor es este. Las terminaciones p1 se localizan preferentemente en los extremos de las zonas

polares del huso y aunque, a veces, se pueden observar en la región yuxtaequatorial no es un hecho tan frecuente como para las terminaciones p2 y las alargadas (BARKER, 1967).

Las terminaciones p2 suelen ser de una longitud media doble que las p1. Habitualmente cada fibra intrafusar presenta varias que se sitúan a mitad de camino entre la zona equatorial y la polar (BARKER, 1967).

En cuanto al tipo de terminaciones que recibe cada huso, lo habitual es que reciba de los tres tipos, aunque no es este siempre el caso. En un recuento de 59 husos completos, procedentes de varios músculos del tren posterior del gato, BARKER (1967) encuentra terminaciones alargadas múltiples en un 91 % de los casos, placas p2 en un 78 % y terminaciones p1 en un 58 % de los husos estudiados, refiere, asimismo, que aunque ningún tipo de terminación se distribuye exclusivamente sobre un sólo tipo de fibra muscular las terminaciones alargadas se localizan más frecuentemente sobre las fibras de núcleos en cadena, las p1 en las fibras de núcleos en saco y las p2 se distribuyen en proporción equivalente sobre ambas.

No todos los autores están de acuerdo sobre la especificidad o no de la inervación de las fibras intrafusales, ya indicamos anteriormente que BOYD (1962 (b)) sugirió que cada tipo de fibra intrafusar recibe específicamente un tipo de terminación, alargada o en placa. La discusión tiene una razón de ser bá

sicamente funcional. En efecto MATTHEWS (1962) describió dos tipos de fibras fusimotoras por sus efectos sobre la descarga sensorial, que denominó dinámicas y estáticas (véase más adelante) y a partir de este momento se intentó diferenciar morfológicamente ambos tipos y establecer algún tipo de correlación morfológico-funcional que complementase los hallazgos en ambos campos.

La primera propuesta fué que las fibras gamma dinámicas corresponderían con el sistema gamma 1 y las estáticas con el gamma 2.

La sugerencia fué hecha por MATTHEWS (MATTHEWS, 1962 (a); CROWE y MATTHEWS, 1964 (a) y (b); BROWN, CROWE y MATTHEWS, 1965), basándose en la clasificación de las fibras gamma de BOYD (BOYD, 1962; BOYD y DAVEY, 1962; BOYD y ECCLES, 1963) en dos grupos denominados fibras gamma 1 y fibras gamma 2. BOYD basó su clasificación inicialmente en el diámetro de la fibra a nivel del huso muscular siendo denominadas gamma 1 las más gruesas y gamma 2 las más finas a su entrada al huso. Además (BOYD y DAVEY, 1962) describió dos tipos de fibras gamma a nivel del nervio muscular desaferentado, unas con una gruesa vaina de mielina y otras con una vaina considerablemente más fina. De otra parte (BOYD y ECCLES, 1963) en algunos casos, es posible obtener mediante estimulación eléctrica de la raíz ventral y registro en nervios normales y desaferentados dos tipos de ondas, correspondientes a dos tipos de fibras gamma diferenciables por su velocidad de conducción y a través de ella por su diámetro (factor de con-



versión propuesto 4,5 m/s/micra) con buena correspondencia entre his tograma de diámetros y potencial de acción compuesto.

Con estos datos se propuso una correspondencia entre fibras gamma gruesas, rápidas, tipo gamma 1 y que terminarían en placas sobre las fibras musculares intrafusales de núcleos en saco por una parte y fibras gamma finas, lentas, tipo gamma 2 que darían lugar a terminaciones alargadas múltiples sobre las fibras de núcleos en cadena.

Sin embargo había algunos hechos que no concordaban. En primer lugar las fibras gamma dinámicas y estáticas (tipos 1 y 2 respectivamente) no son diferenciables por su velocidad de conducción, puesto que esta se solapa en ambos grupos (CROWE y MATTHEWS, 1964 (b)) y por lo tanto no existe razón para sospechar que se puedan diferenciar a nivel del tronco nervioso por su diámetro. En segundo lugar el diámetro a nivel de la entrada de las fibras en el huso (clasificación gamma 1 y 2) no tiene necesariamente que corresponderse con el diámetro en el tronco nervioso (clasificación en finas y gruesas) y de hecho no se corresponde como pudie ron demostrar ADAL y BARKER (1965 (a)) siguiendo el curso intramuscu lar de las fibras gamma hasta su entrada en el huso, mediante tinción con plata (BARKER e IP, 1963). En tercer lugar y para comprobar la re lacion entre cada tipo de fibra nerviosa y de fibra muscular, el cone jo era el animal de elección pues se sabía que las fibras intrafusa les eran casi exclusivamente de tipo de núcleos en saco en este ani-

mal y por lo tanto se debería encontrar un predominio de fibras gamma gruesas (BARKER y HUNT, 1964). No obstante el nervio sóleo desaferrado del conejo contiene de 13 a 19 % de fibras gamma finas contra un 29 % en el mismo nervio del gato (ADAL y BARKER, 1965 (b)). En cuarto lugar el conejo presentaba desde el punto de vista funcional dos tipos de fibras fusimotoras (EMONET-DENAND, LAPORTE y PAGES, 1964, 1966) por lo que tampoco se podía aceptar la propuesta de que las fibras gamma 2 al inervar las fibras en cadena fuesen las responsables de la actividad estática puesto que el conejo, en que faltaban estas la presentaba.

En la discusión final que siguió al Simposio Nobel (GRANIT, 1966), tras los trabajos presentados por BARKER (1966(b)), BOYD (1966) y BESSOU y LAPORTE (1966) se decidió abandonar la terminología gamma 1 y gamma 2 por considerarse redundante pero aunque BOYD admitió estar "preparado a conceder que la inervación de una fibra intrafusar por más de un tipo de terminación motora es un hecho más frecuente de lo que inicialmente pensó", se mantuvo en su convicción de que existe una inervación selectiva de las fibras de núcleos en saco por terminaciones en placas y de las fibras de núcleos en cadena por terminaciones alargadas múltiples; mientras que BARKER (1966 (b)) se mantenía en aceptar el concepto de inervación simultánea por ambos tipos de terminaciones de las dos clases de fibras intrafusales.

La segunda propuesta de correlación morfológico-funcional relacionaba la actividad fusimotora dinámica con las terminaciones alargadas múltiples y la actividad estática con las terminaciones en placa.

Fué sugerida por BESSOU y LAPORTE (1966), basándose en resultados previos (1965) que mostraban como la estimulación de axones fusimotres dinámicos daba lugar al registro de un potencial no propagado en las proximidades de la región equatorial, mientras que el estímulo de axones fusimotres estáticos iniciaba un potencial de acción propagado a nivel de la región medio-polar. Los datos morfológicos aportados por BARKER (1966 (b)) indicaban que la situación de las terminaciones alargadas múltiples era yuxtaequatorial y la de las placas era en cambio polar. En base a estas observaciones se propuso la adscripción de la actividad di námica a las primeras y de la estática a las segundas.

Tampoco en este caso están todos los datos experimentales a favor. En efecto si la hipótesis propuesta es correcta las fibras beta, que terminan en forma de placas, deberían presentar actividad exclusivamente estática y no es el caso como pu dieron comprobar BESSOU, EMONET-DENAND y LAPORTE (1963) y BROWN, CROWE y MATTHEWS (1965).

Cuando se propusieron ambas hipóte-

sis, no habían sido descritas, aún, los dos tipos de terminaciones en placa a que nos hemos referido y además gran parte de la evidencia experimental reposaba sobre datos indirectos. Desde entonces el trabajo de investigación que prosiguió ha permitido que en la actualidad sea posible establecer conclusiones más definitivas y que apuntan a favor de la sugerencia de LAPORTE, aunque algo modificada.

Hoy día se sabe (BARKER, EMONET-DE  
NAND, LAPORTE, PROSKE y STACEY, 1971, 1973) que los axones estáticos finalizan exclusivamente por medio de terminaciones alargadas múltiples y tanto sobre las fibras musculares intrafusales de núcleos en saco como sobre las de núcleos en cadena, de tal forma que es posible observar, en más de la mitad de los casos, como el mismo axon inerva ambos tipos de fibras musculares. La afirmación reposa sobre diseño experimental basado en la obtención de husos musculares en que han degenerado todos los axones fusimotores excepto uno, que tras su identificación funcional, es teñido y estudiado al microscopio. La comprobación de la inervación común de ambos tipos de fibras musculares por axones estáticos se ha realizado también por otros métodos, inyección iontoforética de amarillo proción mediante microelectrodos insertados en la región yuxtaequatorial de las fibras intrafusales (BARKER, BESSOU, JANKOWSKA, PAGES, STACEY, 1972) y mediante deplección glicogénica de las fibras intrafusales por estimulación repetitiva de axones gamma aislados (BROWN y EUTTLER, 1973).

Respecto a la forma de terminar de

los axones dinámicos, no existe aún evidencia directa, aunque se sabe a través del marcaje con amarillo proción (BARKER y cols. 1972) que inervarían las fibras de núcleos en saco y puesto que, como ya se ha indicado, las terminaciones de las fibras beta sean posiblemente las placas de tipo p1, es de esperar que la forma de terminar de las fibras fusimotoras dinámicas sea en forma de placas tipo p2 y sobre ambos tipos de fibras intrafusales también.

Las consecuencias funcionales de la comprobada doble inervación de las fibras intrafusales parece entre verse en la observación de EMONET-DENAND, JOFROY y LAPORTE (1972) so bre distinto efecto en la sensibilidad dinámica del receptor dependiendo de la frecuencia de estimulación del axon motor lo cual po dría sugerir una actuación de este sobre fibras musculares con pro piedades mecánicas distintas.

En lo que se refiere al número de fibras intrafusales inervadas por cada axon fusimotor, si como mostraron HENNEMAN y OLSON (1965) el tamaño de una unidad motora es proporcional al diámetro de la fibra que la inerva, las unidades co rrespondientes a fibras gamma deberán tener una relación de inerva ción bastante baja. Así ocurre, en efecto, y ADAL y BARKER (1965 (a)) señalan, para el primer lumbrical del gato una relación 1 : 300 pa ra las fibras alfa y tan sólo de 1 : 9 para las gamma y beta, señalando que cada fibra fusimotora inerva del orden de nueve fibras

musculares intrafusales localizadas, usualmente, en dos husos distintos, por término medio, aunque pueden localizarse en un número que varia de uno a cinco. El hecho de la inervación de distintos husos por la misma fibra fusimotora es importante, puesto que, si ocurre lo mismo con algún tipo de fibra sensitiva, es posible que al interpretar los datos sobre efectos motores en supuestas preparaciones aisladas se estén obteniendo datos sobre descargas originadas en más de un huso con los consiguientes errores de interpretación.

En resumen, los conocimientos actuales sobre la inervación motora de los husos musculares permiten establecer las siguientes conclusiones:

En primer lugar, los axones fusimotores estáticos terminan en forma de regueros múltiples sobre ambos tipos de fibras musculares intrafusales y su estimulación provoca bien potenciales de acción bien potenciales locales capaces de sumerse de forma efectiva de forma que sus efectos sobre las terminaciones sensitivas pueden deberse tanto a la contracción local como a la contracción con sacudida de las fibras intrafusales.

En segundo lugar, se sospecha que los axones fusimotores dinámicos terminan en forma de placas del tipo p2, también sobre ambos tipos de fibras intrafusales y se sabe que su estimulación incluso repetitiva provoca solamente potencia-

les locales por lo que sus efectos sobre las terminaciones sensitivas se deben explicar en base a la contracción local de las fibras intrafusales.

En tercer lugar, se conoce la existencia de fibras fusimotoras y esqueletomotoras simultáneamente, de las que, si bien se sabe que terminan como placas del tipo p1, no es posible excluir la posibilidad de que terminen como alguno de los otros tipos. Su estimulación provoca ambos tipos de efectos, estático y dinámico, aunque no existen datos acerca del tipo de actividad eléctrica que generan con su estimulación.

No es posible, por ahora, decidir si las características morfológicas diferentes suponen también función distinta a nivel de las fibras musculares intrafusales, aunque los datos experimentales apuntan en el sentido de que cada fibra muscular intrafusar puede presentar características contráctiles distintas que serían función más que de su aspecto histológico del tipo de terminación motora activada, lo cual estaría de acuerdo con una de sus características diferenciales más clara respecto de las fibras extrafusales, la sistemática inervación múltiple que presentan y que puede ser la base de fenómenos de integración postsináptica a nivel periférico, que no se darían a nivel del resto de las fibras musculares.

#### 4.- INERVACION SENSORIAL DEL HUSO MUSCULAR.

En la inervación sensorial del huso los autores muestran un mayor acuerdo que respecto a la inervación motora. Ya desde la época clásica se reconocieron dos sistemas sensoriales denominados primario y secundario o terminaciones anuloespirales y en ramillete, respectivamente (RUFFINI, 1897, 1898).

Sin embargo, ni en todas las especies, ni en todos los husos, existe esa disposición. En los reptiles, así como hay por lo general sólo una fibra muscular intrafusar por huso también hay una sola terminación sensorial. En los anfibios se complica algo más la estructura, existiendo, por lo general, varias fibras musculares, y aunque en el tipo de huso simple existe una sola fibra sensorial esta, se divide en dos ramas mielínicas, una de las cuales se vuelve a dividir, mientras que la otra no lo hace (KURODA e ITO, 1972). En los mamíferos la estructura es aún más complicada y por lo general se encuentran los dos tipos de terminaciones citadas pero mientras que en el gato los terminos anuloespiral y terminación primaria se pueden aceptar como sinónimos no ocurre así en el hombre y en el conejo (BARKER, 1948) puesto que la forma de terminar de las terminaciones secundarias es también en espiral.

Existen diferencias morfológicas entre ambos tipos de terminaciones que pueden tener gran interés a la



hora de interpretar las diferencias funcionales entre ellas.

La terminación aferente primaria se dispone sobre ambos tipos de fibras intrafusales sin que sea posible, con el microscopio óptico, distinguir ningún carácter diferencial en la estructura de cada una de ellas (BOYD, 1962 (b) ; COOPER y DANIEL, 1963). Por su parte la terminación secundaria se dispone predominantemente, y en muchos husos exclusivamente, sobre las fibras intrafusales de núcleos en cadena. La terminación primaria sobre ambos tipos de fibras musculares forma anillos incompletos o espirales (de ahí el nombre de anuloespiral de RUFFINI), mientras que la terminación secundaria se dispone también en forma de espiral sobre las fibras de núcleos en cadena y en forma de terminación en ramillete sobre las fibras de núcleos en saco, en las escasas ocasiones en que contacta con estas (BOYD, 1962 (b)). Esta disposición explica la sugerencia de BARKER (1948) de suprimir la nomenclatura anuloespiral y ramillete como sinónimo de primaria y secundaria.

La situación de ambas terminaciones es también distinta, así la terminación primaria se sitúa en la región central del huso en la zona en que las fibras musculares pierden su apariencia estriada o en las que la estriación es escasa, mientras que las secundarias se sitúan yuxtaequatorialmente en la zona en que ya existe estriación clara. Esta diferencia es, quizás, la de mayor interés a la hora de explicar el comportamiento funcional

de ambas terminaciones pues es de sospechar que la zona central posea una menor capacidad contráctil (MATTHEWS, 1972).

El número de terminaciones de cada tipo es también distinto. Usualmente se encuentra una sola fibra aferente primaria por cada huso, en tanto que es posible encontrar desde ninguna hasta cuatro o cinco secundarias por huso.

El carácter que sirvió para su clasificación fue, aparte de la disposición morfológica, el distinto grosor de cada tipo de fibra. Sistemáticamente, la terminación primaria es a nivel del huso mas gruesa que la secundaria, presentando la primera un diámetro comprendido entre 6-18 micras por uno de 4-10 micras para las segundas. Aunque estos rangos implican un cierto grado de solapamiento cuando se analizan las fibras de varios husos, para cada uno en particular la diferencia se mantiene clara. Al contrario que con las terminaciones motoras, aquí sí se cumple que el distinto diámetro a la entrada en el huso supone un distinto diámetro a nivel del nervio, hecho que ha simplificado considerablemente el análisis fisiológico al permitir la clasificación funcional basada en la velocidad de conducción. La diferencia no es privativa de ninguna especie y ha sido comprobada en gato (RUFFINI, 1898; BOYD, 1962 (b)), hombre (COOPER y DANIEL, 1963) y conejo (BARKER, 1948).

Desde el punto de vista ultraestructura

tural la diferencia no es tan clara. Existe una disposición peculiar en la rana, a la que ya hicimos referencia, descrita inicialmente por KATZ (1961) y confirmada posteriormente (KARLSSON, ANDERSSON-CEDERGREN y OTTOSON, 1966) en forma de estructuras de aspecto bulbar, que se disponen como tubos cilíndricos de un tamaño de unos 150 A, en contacto con las fibras intrafusales a las que se unen mediante filamentos. El número de estas estructuras llega a las 10.000 por terminación (KATZ, 1961) y requeriría más de 60 divisiones dobles del terminal nervioso (KARLSSON y cols. 1966).

En los mamíferos la estructura es distinta. No parece existir ninguna diferencia entre la disposición de las terminaciones primarias y secundarias cuando se estudia con el microscopio electrónico. Ambas se disponen muy cercanas a las fibras intrafusales existiendo entre fibra muscular y nerviosa un espacio de tan sólo 150 A. No se encuentran ni puentes filamentosos ni estructuras del tipo "tight junctions". En el terminal nervioso se observan mitocondrias alargadas de un tamaño de 3 micras y vesículas de un diámetro entre 20 y 200 A, y, a veces, cuerpos densos (MERRILLEES, 1960; LANDON, 1966; ADAL, 1969 y CORVAJA, MARINOZZI y POMPEIANO, 1969).

En cuanto a la proporción entre fibras sensoriales a nivel del tronco nervioso y las fibras que inervan receptores específicamente musculares BARKER, IP y ADAL:

(1962) encuentran que de las fibras mielínicas procedentes del músculo un 29,2 % quedan sin localizar como procedentes de alguno de los tres tipos de receptores musculares (husos, órganos de Golgi y corpúsculos pacciniformes) las cuales representan un tercio del total de las fibras del tipo II y tres cuartos del total de las fibras del tipo III. Sugieren que este porcentaje de fibras no localizadas correspondería con el de terminaciones libres, dato de acuerdo con el 30 % sugerido por ZELENA y HNIK (1936 (a)). Evidentemente, por tanto, los receptores musculares específicos deben estar inervados por fibras del tipo I y II básicamente. En particular y como ya se ha indicado lo están por fibras de tipo I para las terminaciones primarias de los husos y del tipo II para las secundarias (MATTHEWS 1933).

En resumen, a nivel del huso muscular existen dos tipos de terminaciones sensitivas, las terminaciones primarias, procedentes de fibras del tipo I, que se disponen formando espiral en la zona central de ambos tipos de fibras musculares intrafusales, y las terminaciones secundarias, procedentes de fibras nerviosas de tipo II que se disponen básicamente sobre fibras musculares de núcleos en cadena, también formando espirales aunque más alejadas de la zona central de la fibra y en algunos casos pueden terminar en forma de ramillete sobre fibras de núcleos en saco situadas siempre en una zona más polar y alejada de la región ecuatorial que la que ocupan sobre las fibras de núcleos en cadena.

Al microscopio electrónico no existe evidencia de estructura distinta para ambos tipos de fibras sensoriales, siendo interesante recalcar la estrecha relación entre la fibra muscular y la nerviosa. En este sentido, muy recientemente (ITO, KANAMORI y KURODA, 1974) se ha descrito, en la rana, acoplamiento eléctrico entre la fibra muscular intrafusar y la rama indivisa del terminal aferente nervioso.

## 5.- IRRIGACION DEL HUSO MUSCULAR

La distribución capilar en el huso muscular es importante desde el punto de vista funcional. Han sido descritos cambios en la descarga sensorial mediante estimulación repetitiva simpática (HUNT, 1960) que se atribuyeron a un efecto indirecto via alteraciones del riego sanguíneo. También se ha descrito un retardo en la curarización de las fibras intrafusales con resepecto a las extrafusales, existiendo también retardo en la recuperación del bloqueo neuromuscular (EMONET-DENAND, LAPORTE, 1966; CARLI, DIETE-SPIFF y POMPEIANO, 1967).

Recientemente (KIDD, KUCERA y VAILLANT, 1972) se sugiere que los agentes depolarizantes podrían entrar en el huso muscular a través de los vasos sanguíneos que atraviesan la cápsula del huso. Sin embargo sólo ha sido posible encontrar capilares en el espacio periaxial en el hombre (COOPER, 1960; y CAZZATO y WALTON, 1968) y en el conejo (BANKS y JAMES, 1973) mientras que en la rata y el gato (MERRILLEES, 1960; LANDON, 1966; y CORVAJA, MARINOZZI y POMPEIANO, 1969) sólo es posible observarlos en la cápsula del huso.

En la rata, un estudio reciente al microscopio electrónico (JAMES y MEEK, 1971) confirma los resultados previos, pues de doce husos estudiados, tan sólo uno presentaba

capilares periaxiales. En el conejo de indias (BANKS y JAMES, 1972) tampoco se encuentran capilares en situación periaxial.

Puesto que la cápsula del huso se comporta como una barrera de difusión (WAGGENER, BUNN y BEGGS, 1965; OLSSON y REESE, 1971) la falta de capilares en el espacio periaxial explicaría las diferencias funcionales ante el bloqueo por agentes curarizantes, sin necesidad de involucrar en la interpretación de los hechos una distinta sensibilidad de las terminaciones motoras intrafusales a estos. La interpretación es consistente con los hechos pues al tratarse de resultados relativos a fibras beta es di fícilmente explicable que el distinto comportamiento extra e intra fusar se deba a las características de la terminación en sí.

En lo que se refiere a los efectos de la estimulación simpática no existe evidencia de que exista iner vación simpática propia de las fibras intrafusales y por lo tanto sería exclusivamente vasomotora. No obstante los datos disponibles son difíciles de explicar puesto que la falta de capilares periaxiales parece ir en contra de la interpretación de los efectos de la estimulación simpática por alteraciones vasomotoras (HUNT, 1960).

La falta de capilares periaxiales en la mayor parte de las especies plantea el problema de la pobre oxigenación de las fibras intrafusales. JAMES (1971 (a), (b), 1972) supone que este inconveniente se eliminaría por la función de alma

cenador de oxígeno de la mioglobina que presentan en alta concentra  
ción las fibras de núcleos en saco, de los husos de rata y conejo  
de indias, aunque la concentración es menor en el conejo.



## 6.- DESARROLLO EMBRIOLOGICO DEL HUSO MUSCULAR.

Aunque sólo fuese desde el punto de vista histórico su conocimiento presenta un gran interés. En este sentido sirvió para rechazar como incierta una de las primeras hipótesis acerca de la función del huso muscular. Ya se ha indicado que KOLLIKER (1862) al describirlos en la rana, creyó que se trataba de centros de crecimiento que persistían en el adulto y como CAJAL (1888) era creador y defensor de la hipótesis de que eran órganos sensitivos. Durante algún tiempo se mantuvo la lucha entre partidarios de cada una de las dos posturas hasta la aparición de los trabajos de SHERRINGTON (1894) y RUFFINI (1892, 1893 (a) y (b)), que confirmaron las ideas de CAJAL.

No obstante el hecho de tratarse de un receptor sensorial, aunque disminuía verosimilitud a la hipótesis de que el huso era centro de crecimiento muscular no la invalidaba por completo, puesto que bien podía realizar ambas funciones. El golpe de gracia a la teoría del huso muscular como centro germinativo y vestigio embriológico se lo dió el estudio del desarrollo embriológico. FOSTER (1902) estudiando el desarrollo de husos musculares en fetos humanos entre el cuarto y el sexto mes señala como el desarrollo de estos progresa junto con el del feto confirmando que el huso muscular es una estructura de importancia fisiológica para el músculo completamente desarrollado y no un simple vestigio embrio-

lógico.

Pero, además, el estudio de la morfogénesis de los husos musculares permite resolver algunos problemas de interés funcional y de aplicación funcional y posiblemente terapéutica. Se trata de la relación existente entre la inervación del huso y su diferenciación y la posibilidad de alterar esta y a través de ella el comportamiento funcional mediante maniobras que impidan o dificulten la correcta inervación del huso.

El desarrollo embriológico de los husos musculares ha sido descrito en el pollo (TELLO, 1922; SAMPAOLO, 1965), lagarto (LIU y MANEELY, 1969), cerdo (SUTTON, 1915; CUAJUNCO, 1927) oveja (DICKSON, 1940), rata (ZELENA, 1957) y el hombre (FOSTER, 1902 ; CUAJUNCO, 1940).

Puesto que la duración de la gestación es distinta en cada una de las especies, mas interés que la descripción de el momento preciso en que se desarrolla cada componente del huso muscular tiene la secuencia en que aparecen que es esencialmente el mismo para todas ellas. Seguiremos en lo fundamental la descripción de CUAJUNCO (1940) en el feto humano, tal como lo hace WERNER (1972) en su revisión.

El primer estadio dura en el feto humano hasta la onceava semana. En la décima todavía se encuentra en

el estadio de miotubo indiferenciado de tal manera que no es posible distinguir en ninguna forma las fibras extrafusales de las que serán intrafusales. Es posible encontrar tejido nervioso pero todavía no establece contacto con las fibras musculares.

El segundo estadio comprende el desarrollo de los componentes del huso muscular y se inicia en la onceava semana de vida intrauterina. En esta comienzan a aparecer las primeras estriaciones en las miofibrillas y aunque las fibras intra y extrafusales permanecen de aspecto idéntico los futuros husos musculares se pueden identificar por la formación de una red de finas fibras nerviosas alrededor de las fibras musculares en desarrollo.

Entre las semanas once y doce el número de husos se duplica o triplica y comienza la diferenciación estructural de las fibras intrafusales. Así en la zona donde se ha formado la red de fibras nerviosas se incrementa el tamaño y el número de los núcleos celulares, con lo que aumenta el diámetro de la región que será la zona equatorial del huso.

Esta multiplicación de núcleos es difícil de explicar. La formación de células musculares multinucleadas parece tener lugar a partir de la fusión de células mononucleadas (KELLY y ZACKS, 1969) o de células mononucleadas con multinucleadas o de células multinucleadas entre sí (OKAZAKI y HOLTZER, 1966)

desapareciendo las membranas posteriormente por un proceso posiblemente similar al que ocurre en la fagocitosis. Sin embargo ningún autor ha podido encontrar evidencia de fusión en el caso del huso muscular. Es posible que el proceso se produzca por mitosis o por migración a la zona equatorial de los núcleos pero tampoco existe evidencia en este sentido. Finalmente MAVRINSKAYA (1967) sugiere que los núcleos se dividen sin mitosis, pero no presenta datos a favor.

La coincidencia temporal entre la diferenciación miogénica y la aparición de innervación sugiere la posibilidad de que la primera dependa de alguna forma de la segunda. El problema ha sido investigado a fondo por ZELENÁ (1957, 1962, 1964) HNIK (1964); ZELENÁ y HNIK (1960, 1963 (a), (b)); ZELENÁ y SOBOTKOVA (1971); GUTMANN y ZELENÁ (1962) y WERNER (1973).

ZELENÁ y colaboradores realizaron una serie de experimentos basados en la privación de innervación del músculo en distintos estadios del desarrollo. Básicamente consistía en seccionar el ciático (rata y conejo) en el comienzo de la diferenciación del huso, al nacimiento y a los veinte días de vida extrauterina. En los animales operados "in utero" no es posible encontrar husos a los siete días de la operación ni en ningún momento a partir de entonces. En los operados al nacimiento se encuentran hasta cinco días después de la operación, pero a los diez días ya es difícil encontrar fibras intrafusales. En los operados posteriormente

te se encuentra atrofia de las fibras intrafusales pero estas no desaparecen ni siquiera tras dos años de denervación.

La conclusión es evidente, la maduración del huso muscular requiere inervación normal por un periodo que por lo menos se extiende hasta el nacimiento, los husos privados de esta son incapaces de desarrollarse y acaban desapareciendo, mientras que si la inervación se suprime en el huso completamente desarrollado este persiste y aunque se atrofia considerablemente, mantiene su estructura.

WERNUR,precisa más la duración del periodo postnatal en que es necesaria la inervación para el completo desarrollo del huso muscular fijándolo en la rata en no menos de seis dias ni más de ocho de vida extrauterina.

El problema es más complicado aún puesto que al parecer no es sólo inervación lo que se requiere, puesto que mientras el tejido muscular extrafusar es capaz de una considerable capacidad de regeneración a condición de estar convenientemente inervado, no es posible encontrar husos musculares en múscu los regenerados de la rata (ZELENA y SOBOTKOVA, 1971) ni siquiera proporcionando inervación adicional al músculo, aunque no se puede eliminar la posibilidad de que el contacto entre fibras sensoriales y músculo en regeneración sea insuficiente para obtener la di-

ferenciación en fibras intrafusales.

En la doceava semana comienza también a diferenciarse la cápsula que inicialmente consta de unas pocas células conectivas en la zona equatorial. En la semana trece la cápsula ya es fácilmente identificable y forma envoltura completa alrededor de la zona equatorial extendiéndose algo en dirección polar.

Respecto al momento en que aparece la inervación motora MAVRINSKAYA (1967) indica que es simultánea con la sensorial, mientras que CUAJUNCO (1940) señaló que esta no aparece hasta que existe una clara diferenciación de la zona central del huso y ZELENA, en sus datos, confirma la idea de CUAJUNCO señalando que la inervación motora, en la rata, no aparece hasta cinco días después del nacimiento. Si esto es cierto la inervación necesaria para el desarrollo del huso muscular sería exclusivamente la sensitiva.

En la semana catorce se desarrolla en el feto humano el mal denominado "espacio linfático". En este momento el huso muscular consta de todos sus componentes. A partir de ahora y hasta la semana treinta y uno el huso crece en diámetro y en longitud, aumentando también el número de fibras intrafusales por división longitudinal.

A partir de la semana treinta y uno el número de fibras intrafusales se mantiene constante y el huso muscular presenta todos los caracteres del adulto.

El problema de la división de las fibras intrafusales presenta un punto de interés en la forma en que se obtienen los núcleos de las células hijas puesto que no es posible detectar actividad mitótica ni mediante timidina marcada con tritio (MATCHAND y ELDRED, 1969) ni es posible detectar diferencia con los controles tras el tratamiento con radiaciones ionizantes o con colchicina (BRAVO-REY, YAMASAKI, ELDRED y MAIER, 1969). Se debe aceptar pues que la división se realiza sin mitosis y que es posible que lo único que ocurra sea un reparto de núcleos sin división.

## C A P I T U L O   I V

### FISIOLOGIA DEL HUSO MUSCULAR

La investigación acerca de las características del mecanismo de transducción de la energía mecánica en eléctrica por los receptores musculares ha sido llevada a cabo siguiendo dos líneas básicas de trabajo.

La primera trata de obtener los dátos acerca del proceso de transducción mediante el estudio de las características del mensaje sensorial que en forma de tren de potenciales de acción es transmitido a los centros. La segunda obtiene



los datos necesarios, de forma más directa, mediante el estudio de las variaciones del potencial de membrana a nivel del terminal sensitivo.

Ambas se complementan y mediante ellas es posible conocer como es el proceso de generación del mensaje sensorial y el tipo de información que sobre las características del estímulo es transmitido al sistema nervioso central. En ambos casos se requiere un diseño experimental que permita estudiar las respuestas de un sólo receptor, bien mediante el registro de la actividad eléctrica en sólo una fibra sensitiva, bien mediante la obtención de una preparación en la que subsista un sólo receptor bien mediante el registro intracelular.

La era del registro de la actividad eléctrica de fibras nerviosas aisladas se inició por ADRIAN y ZOTTERMAN (1926) quienes obtuvieron un registro en que era evidente la actividad eléctrica de un sólo terminal sensitivo en el nervio del músculo esterno-cutáneo de la rana, mediante la disección del músculo hasta obtener un sólo receptor funcionando. El registro correspondía precisamente a algún tipo de receptor muscular sensible al estiramiento, puesto que su descarga variaba con las modificaciones de la carga que soportaba el músculo. Mediante esta técnica o mediante la disección de las raicillas dorsales hasta obtener también el registro de una sola fibra aferente se ha realizado la mayor parte del

trabajo acerca de las propiedades del mensaje sensorial procedente del receptor. Este último método no está exento de crítica puesto que acepta que el mensaje no sufre modificación al atravesar el gan glio raquídeo, lo cual dista de ser una verdad absoluta, al menos en determinadas condiciones experimentales (CERVERO, 1975).

## 1.- CARACTERISTICAS DEL MENSAJE SENSORIAL.

El estudio de las características del mensaje generado en el huso muscular ha supuesto la resolución de, fundamentalmente, cuatro problemas planteados a la investigación. El primero era determinar de entre las descargas procedentes de los diversos tipos de receptores sensibles a las variaciones de la longitud y tensión muscular cual de ellas correspondía a los husos musculares; el segundo fué estudiar en que se diferenciaba la descarga procedente de los distintos tipos de terminaciones sensitivas descritas a nivel del huso. Una vez resueltos los dos anteriores se planteó el describir y cuantificar la relación estímulo respuesta del receptor y finalmente se describió el tipo y características del control central de la sensibilidad del receptor.

### a.- Identificación de la descarga sensorial correspondiente a los husos musculares.

Fué MATTHEWS (1933) el primero en realizar un estudio completo de los patrones de descarga obtenidos de fibras aisladas aferentes, procedentes del músculo. Clasificó las descargas obtenidas en tres tipos A, B y C.

El patrón tipo C presentaba una rápida adaptación en su descarga frente a un estiramiento del músculo disparando sólo algunos impulsos. De forma similar se comportaba ante la tensión generada mediante la contracción del músculo. Supuso que la estructura responsable del tipo de descarga C se ~~encontraría~~ en la fascia muscular aunque no la identificó con ningún tipo de receptor descrito histológicamente.

El receptor responsable de la ~~des~~carga tipo A, frecuentemente presentaba actividad aún en ausencia de estiramiento y sistemáticamente descargaba de forma rítmica cuando el músculo ( el trabajo se hizo con el sóleo del gato) era estirado de forma que desarrollaba una tensión pasiva del orden de 5-10 gr. Cualquier tipo de descarga era silenciada mediante la contracción del músculo.

El receptor tipo B no presentaba actividad espontánea en ausencia de estiramiento o contracción previa del músculo. Sin embargo también respondía ante el estiramiento con una descarga regular, aunque su umbral era claramente más alto que el del receptor tipo A puesto que era necesario el desarrollo de una tensión pasiva de cuatro a veinte veces mayor para obtener respuesta. Sin embargo el carácter diferencial más claro respecto al anterior era que ante la contracción muscular aumentaba su ritmo de descarga mientras que duraba esta.

En el momento de interpretar sus resultados MATTHEWS contaba con un trabajo previo de FULTON y PI-SUNER (1928) en el que en base a consideraciones acerca de la disposición de los órganos de Golgi y los husos musculares en serie y en paralelo respectivamente predecían un distinto comportamiento ante el estiramiento y la contracción muscular. Puesto que el receptor tipo A se comportaba como situado en paralelo MATTHEWS lo identificó con los husos musculares, mientras que al tipo B le adjudicaba los órganos de Golgi.

El procedimiento de identificación se ha revelado como muy eficaz de forma que es el más habitualmente utilizado para decidir a que tipo de recptor corresponde la descarga obtenida. La contracción del músculo se debe obtener mediante estímulo único para evitar falsos negativos por estimulación gamma puesto que en general la actividad fusimotora sólo es eficaz ante estimulación repetitiva a alta frecuencia (HARVEY y MATTHEWS, 1961 (a)).

b.- Identificación de los patrones de descarga de los dos tipos de terminaciones sensoriales del huso.

Puesto que histológicamente se sabía

que existían dos tipos de terminaciones sensoriales a nivel del huso MATTHEWS intentó subdividir la descarga de los receptores tipo A en dos patrones que se correspondiesen con la actividad generada en las terminaciones primarias y secundarias. Así describió dos patrones de comportamiento que denominó A1 y A2 en función de su respuesta ante la estimulación supramáxima del nervio, sin embargo sus resultados han demostrado ser inválidos y la clasificación fué prontamente desechada por no corresponder a la realidad.

El error de MATTHEWS se debió a que no disponía de un método para identificar a que tipo de fibra correspondía la descarga y basó su clasificación exclusivamente en las propiedades funcionales sin relación con la estructura histológica.

El método para relacionar características morfológicas y funcionales en las fibras nerviosas fué puesto en marcha gracias a los trabajos de HURSH (1939) quien encontró que era posible obtener una recta de regresión que expresaba de forma aceptable la relación entre el diámetro de una fibra y su velocidad de conducción.

La ecuación obtenida por HURSH en base a mediciones realizadas sobre las fibras de mayor diámetro era de la forma :

$$v = 6,0 ( d - 0,7 )$$

donde:

v es la velocidad de conducción en metros por segundo,

d es el diámetro de la fibra expresado en micras.

Prescindiendo del factor 0,7 se establecía como factor de conversión diámetro velocidad el seis. Aplicando este valor era posible obtener un espectro artificial de diámetros en base al de velocidades que se comprobó ajustaba bastante bien con el real para diámetros por encima de las cuatro micras.

El factor de conversión de HURSH ha sido discutido, en especial en el caso de las fibras finas, considerando que para estas es más real un factor de 3 a 5 m./s./micra. (GASSER, 1955; BESSOU y PERL, 1966; BOYD y DAVEY, 1968; BURGESS, PETIT y WARREN, 1968 y COPPIN y JACK, 1972) e incluso estos últimos proponen no una relación lineal sino una de tipo potencial. No obstante el factor de HURSH se ha mantenido, al menos para las fibras más gruesas como método útil de diferenciar las fibras y atribuirles un determinado diámetro.

Basándose en estos datos HUNT (1954) toma de nuevo el problema de clasificar la descarga del receptor tipo, A y estudia los registros obtenidos pero tras su identificación por la velocidad de conducción. Para ello y en base a sus histogramas de velocidad de conducción establece la línea de separación en

los 72 m./s., lo que de acuerdo con el factor de conversión supone en el histograma de diámetros una línea de separación situada en el rango de las 12 micras.

La fibras más gruesas se corresponden en la clasificación de LLOYD (1943) con las fibras de tipo I y las más finas con las de tipo II. HUNT sugiere que la población de velocidad de conducción superior a los 72 m./s. de fibras de tipo I corresponde a las terminaciones primarias y el resto a las secundarias. Señala además como caracter funcional diferencial entre ambas el mayor umbral para las terminaciones secundarias respecto a las primarias.

A partir de HUNT se aceptó de forma general que las fibras aferentes de velocidad de conducción superior a 80 m./s. procedían de terminaciones primarias, las de velocidad inferior a los 60 m./s. de terminaciones secundarias, quedando sin clasificar sin forma clara una zona que comprendía entre los 60 y los 80 m./s. de velocidad.

HUNT no señala diferencias más claras que la señalada a propósito de los umbrales e incluso indica que a este respecto existe un cierto grado de solapamiento.

COOPER (1959, 1961) encontró un carácter diferencial más claro entre terminaciones primarias y secundarias.



darias cuando prestó atención a la fase dinámica del estiramiento, es decir a la respuesta registrada durante el movimiento y no a la obtenida una vez completado este como era lo habitual. Ya MATTHEWS (1933) había señalado que los receptores tipo A descargaban en esta fase con mayor frecuencia de descarga que la que presentaban una vez obtenida la longitud final deseada. MATTHEWS señaló esta respuesta como carácter diferencial de los receptores tipo A y B, sin embargo COOPER demostró que aún dentro de la respuesta tipo A era posible diferenciar un tipo de fibras de gran sensibilidad dinámica, las procedentes de terminaciones primarias, de otras, las secundarias, que no presentaban dicha sensibilidad a la velocidad del estiramiento de forma que rara vez superaba la frecuencia de descarga de la fase dinámica a la que se obtenía al final del estiramiento.

La diferencia ha sido confirmada por otros autores (HARVEY y MATTHEWS, 1961 (b); MATTHEWS, 1963; RENKIN y VALLBO, 1964; ALNAES, JANSEN y RUDJORD, 1965; y LENNERSTRAND, 1968) en músculos y especies distintas y tanto en ausencia como en presencia de estimulación fusimotora. BESSOU y LAPORTE (1962) aportaron una prueba definitiva al obtener simultáneamente el registro de la actividad procedente de una terminación primaria y una secundaria del mismo huso muscular en el tenuissimus del gato.

Se establece pues como carácter diferencial entre las descargas procedentes de terminaciones primarias y secundarias el más bajo umbral y mayor sensibilidad en la fase dinámica del estiramiento de las primeras, junto con su distinto

diámetro y velocidad de conducción a nivel del tronco nervioso.

c.- La relación estímulo respuesta.

El estudio fisiológico de un receptor requiere, en primer lugar, determinar cual es el estímulo específico que lo excita, en segundo lugar como codifica el receptor la información que transmite acerca de las características del estímulo.

Respecto al primer problema, el procedimiento inicial que se utilizó para estimular los husos musculares fué el someter el músculo a la acción de cargas de masa distinta y como resultado de ello se expresó el umbral del receptor en términos de tensión pasiva a que era sometido el músculo. El bajo umbral a la carga de los husos musculares, en comparación con los órganos de Golgi, la situación "en paralelo" de los primeros, y su extraordinaria sensibilidad a leves variaciones de la longitud del músculo, lograron que se modificase el punto de vista inicial y se considerase como estímulo específico de los husos musculares el estiramiento del músculo. El problema de si lo que codifica el receptor es la variación de tensión pasiva a nivel del huso provocada por el estiramiento del músculo o es el estiramiento propiamente dicho se discutirá más adelante, en lo que sigue se dará por sentado que el estímulo específico es la variación de longitud del músculo.

La medición de la longitud del músculo por el receptor se ha estudiado observando la frecuencia de descarga registrada ante diversas longitudes del músculo. Esto es lo que se conoce como sensibilidad a la posición o sensibilidad estática. Al representar gráficamente la frecuencia de descarga contra la longitud del músculo se obtiene una relación aproximadamente lineal (ELDRED, GRANIT y MERTON, 1953; WHITTERIDGE, 1959; HARVEY y MATTHEWS, 1961 (b); BESSOU y LAPORTE, 1962; JANSEN y MATTHEWS, 1962 (b)). La sensibilidad estática es precisamente la pendiente de la recta de regresión que mejor se ajusta a los datos. Es importante señalar que los valores obtenidos son muy similares para ambos tipos de terminaciones. Pese a la diferencia entre músculos y especies un valor que se encuentra con relativa frecuencia en la literatura es el de una sensibilidad estática del orden de 4 impulsos por segundo por milímetro de longitud. Es importante notar que los datos se refieren a incrementos en la longitud del músculo del orden de milímetros.

La medida de la sensibilidad dinámica o ,mejor, de la sensibilidad a la velocidad se obtiene a partir de estiramientos en forma de rampa de pendiente variable. MATTHEWS introdujo (JANSEN y MATTHEWS, 1962 (a); MATTHEWS, 1962; y CROWE y MATTHEWS, 1964 (a)) el término de "dynamic index" como una medida de la sensibilidad a la velocidad. El índice dinámico es la medida en impulsos por segundo del decremento en frecuencia de descarga entre la máxima registrada durante la aplicación del estiramiento y

la obtenida 0,5 segundos después de conseguido el estiramiento deseado. Puesto que la frecuencia de descarga tras finalizar el estiramiento es independiente de la velocidad con que se realiza este se puede considerar al índice dinámico como una buena medida del comportamiento del receptor en la fase dinámica del estiramiento

El índice dinámico aumenta con la velocidad del estiramiento y aunque MATTHEWS (1963) señala que la relación índice dinámico velocidad de estiramiento es no lineal, si se representa en escala doble logarítmica (SCHAFER, 1973) se obtiene una buena aproximación a una recta indicando una relación del tipo:

$$I \sim v^n$$

donde:

I es el índice dinámico

v es la velocidad del estiramiento en rampa

n es un exponente que para 34 husos investigados oscila entre 0,33 y 3 cuando se estudian en un rango de velocidades de estiramiento que llega hasta los 600 mm/s.

La variabilidad en el valor del exponente puede deberse, en parte, al hecho de que el índice dinámico depende de la velocidad de conducción de la fibra de forma que aumenta con el aumento de esta (MATTHEWS, 1963), dependencia que a su vez varía con el tipo de músculo estudiado, siendo más evidente por ejemplo en el sóleo del gato que en el tibial anterior del mismo a

nimal (ALNAES, JANSEN y RUDJORD, 1965).

Además de la sensibilidad a la posición y a la velocidad se ha descrito (MATTHEWS, 1963; SCHAFER y SCHAFER, 1969) una cierta sensibilidad a la aceleración por parte del huso muscular. Se evidenciaría por un aumento muy brusco de la frecuencia de disparo de la fibra ante el comienzo del estiramiento, este "disparo inicial" aumenta con la velocidad del estiramiento y por tanto con la aceleración. Su aparición es inconstante y depende grandemente de las condiciones experimentales, desferentación, movimiento a partir del reposo sin estiramiento previo, o cese de la estimulación fusimotora tras su actuación intensa (BROWN, GDDWIN y MATTHEWS, 1969). Se ha encontrado este tipo de respuesta en las terminaciones primarias por lo que MATTHEWS (1972) al no hallarlo en las secundarias lo considera una prueba más del alto grado de sensibilidad dinámica de las primeras.

En relación con este tipo de sensibilidad se hallan los resultados de LUNDBERG y WINSEBURY (1960) sobre la respuesta a estiramientos de muy baja amplitud y corta duración, del orden de 5 ms. Estos autores encontraron que para activar las terminaciones primarias bastaba con una amplitud del estiramiento de 60 micras e incluso menos, mientras que para excitar las secundarias era necesario un estiramiento del orden de 500 micras. Más recientemente STUART, MOSHER, GERLACK y REINKING (1970) repiten el mismo experimento, aunque con una duración del estiramiento de 20 ms.

confirmando los resultados de los anteriores en lo que se refiere a las terminaciones primarias, aunque encuentran el mismo tipo de respuesta para las secundarias, de forma que estas son excitadas (41 % de los casos) por estiramientos de amplitud de 60 micras o menos. Estos resultados se oponen al criterio común de la insensibilidad de las terminaciones secundarias a la velocidad, puesto que un estímulo de este tipo tiene un componente mínimo de amplitud mientras que supone una alta velocidad (20 mm/s. para el estímulo de 5 ms de duración y 5 mm/s. para el de 20 ms. de duración, supuestos de forma triangular y simétricos) pero los resultados son de difícil interpretación pues son demasiado dispares los resultados de ambos equipos de trabajo.

En resumen los experimentos en forma de estímulos en rampas permiten concluir que ambos tipos de terminaciones presentan un aumento de frecuencia de descarga con el aumento de la longitud del músculo, siendo su sensibilidad prácticamente igual y midiendo ambas la amplitud del estiramiento (sensibilidad a la posición). La diferencia fundamental entre los dos tipos de terminaciones sensitivas residiría en la sensibilidad dinámica (sensibilidad a la velocidad) de la cual carecen prácticamente las terminaciones secundarias. Es posible además que las terminaciones primarias sean capaces, al menos en determinadas condiciones, de informar acerca de la aceleración del movimiento. La figura 2.1 resume de forma esquemática estas características en base a lo que serían registros ideales de cada tipo de terminación.

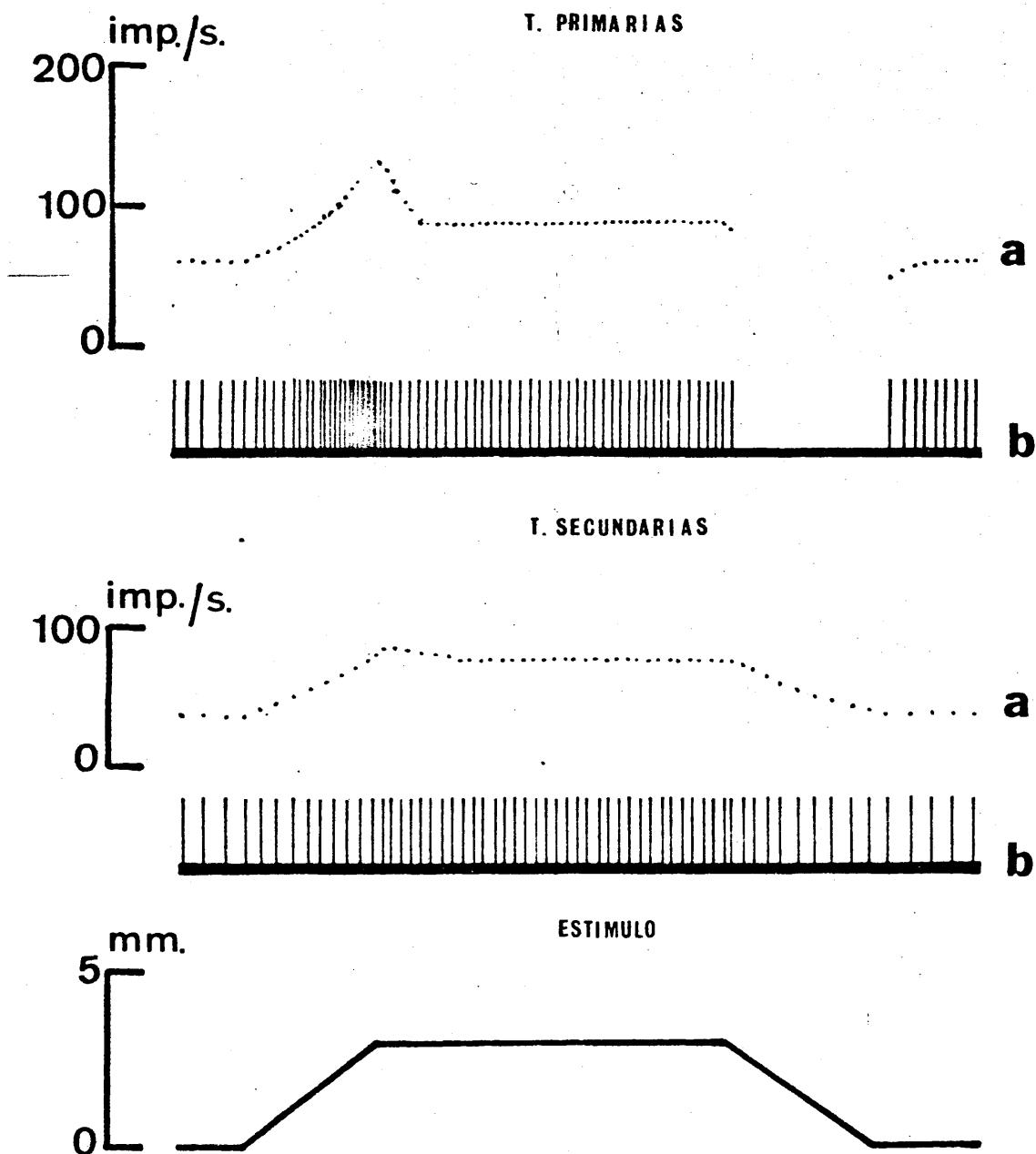


FIGURA 2.1.- REPRESENTACION ESQUEMATICA DE LAS RESPUESTAS DE LAS TERMINACIONES PRIMARIAS Y SECUNDARIAS ANTE EL ESTIRAMIENTO EN RAMPA.

A.- frecuencia instantanea de respuesta. B.- Descarga de potenciales. Las escalas de ordenas corresponden a frecuencia de descarga en impulsos por segundo y estiramiento en milímetros.

Además del estiramiento típico en forma de rampas o escalones, la respuesta de los husos musculares se ha estudiado frente a estímulos de forma sinusoidal de relativamente alta frecuencia, obteniéndose de esta forma datos acerca de la sensibilidad a la vibración del receptor.

Los primeros resultados provienen de ECHLIN y FESSARD (1938) en registros de actividad global. Ya mediante técnicas de registro en fibras aisladas KUFLER, HUNT y QUILLIAM (1951) y GRANIT y HENATSCH (1956) demuestran una alta sensibilidad a la vibración por parte de las terminaciones primarias, sensibilidad que es aumentada por la estimulación fusimotora. El estudio diferencial entre la sensibilidad a la vibración por los dos tipos de terminaciones sensitivas fué llevado a cabo por BIANCONI y van der MEULEN (1963), para estos la vibración aplicada sobre la superficie del músculo, a frecuencias de 100 a 300 Hz es capaz de sincronizar la descarga sensorial con el estímulo de forma que se obtiene un potencial de acción por ciclo, tanto para las terminaciones primarias como para las secundarias. Cuando la vibración se aplica al tendón de forma que desde este se transmita al músculo sólo es posible obtener respuesta por parte de las terminaciones primarias.

Mediante la estimulación longitudinal del músculo, conectando el vibrador al extremo seccionado del tendón de este BROWN, ENGBERG y MATTHEWS (1967) comprueban un umbral mucho más bajo para las terminaciones primarias que para las secundarias.



darias de forma que, además, es prácticamente imposible obtener la sincronización con el estímulo para las terminaciones secundarias.

El interés de este tipo de estimulación reside más en su utilización experimental que en su significado fisiológico, puesto que rara vez es estimulado el músculo de esta forma en condiciones naturales. Experimentalmente es una forma útil de estimular selectivamente las terminaciones primarias en los casos en que se lleva a cabo un análisis de los efectos específicos de estas.

Finalmente otro dato de interés en la descarga de los husos musculares es el estudio de las características estadísticas de la descarga. En los husos deseferentados la descarga sensorial es extremadamente regular (MATTHEWS, 1933) en cambio en el animal descerebrado con exaltación fusimotora el ritmo regular es reemplazado por una descarga bastante arrítmica.

En una distribución estadística normal, una buena medida de la regularidad de la muestra, en nuestro caso de la regularidad de la descarga, se obtiene mediante el coeficiente de variación definido por:

$$C.F. = \frac{\frac{S.D.}{\bar{X}}}{\bar{X}}$$

donde:

C.F. es el coeficiente de variación

S.D. es la desviación estandard

$\bar{X}$  es la media

y que expresa evidentemente el tanto por uno de la desviación respecto al valor de la media.

El valor obtenido como típico para las terminaciones primarias suele ser de 0,06 y de 0,02 para las secundarias, indicando una mayor variabilidad en la descarga de las primeras, ambos valores se refieren a husos deseferentados (MATTHEWS y STEIN, 1969 (b)).

Como resumen de las características de cada tipo de terminaciones, junto con las funciones propuestas en cuanto detectores de la longitud muscular se ofrece la tabla 2.1 en la que se han extractado los datos presentados hasta el momento.

**TABLA 2.1. RESUMEN DE LAS CARACTERISTICAS DE LAS TERMINACIONES SENSORIALES A NIVEL DEL HUSO NEUROMUSCULAR.**

CARACTERISTICA	TERMINACIONES PRIMARIAS	TERMINACIONES SECUNDARIAS
Situación .....	Medio-ecuatorial	Yuxta-ecuatorial
Aspecto .....	Espiral	Espiral y ramillete
Número .....	1	0 a 5
Relacionadas con.	Fibras de núcleos en saco y de núcleos en cadena.	Predominantemente con fibras de núcleos en cadena.
Ultraestructura..	No hay diferencia entre ambos tipos	
Diámetro de la fibra eferente ....	12-20 micras	4-12 micras
Velocidad conduc.	70-120 m/s.	20-70 m/s.
Tipo de fibra ...	I a	II
Respuesta a la estimulación rampa.		
1.- Inicio.....	Sensible aceleración	No sensibles acelerac.
2.- Rampa .....	Sensible velocidad	Poco sensible velocid.
	Alto índice dinámico	Bajo índice dinámico.
3.- Mantenimiento	Ambas presentan la misma sensibilidad estática	
4.- Terminación..	Silenciamiento brusco de la descarga	Disminución progresiva de la descarga
Respuesta al estímulo rápido..	Alta sensibilidad	Depende de condiciones experimentales.
Vibración .....	Alta sensibilidad	Baja sensibilidad o nula
Regularidad de la descarga .....	Coef.Var. 6 %	Coef. Var. 2 %
Tipo de medición básica que se supone realizan ...	Posición y velocidad	Posición

d.- El control central de la sensibilidad del receptor.

A partir del momento en que se aceptó la hipótesis de CAJAL (1888) sobre la inervación motora del huso muscular se planteó el problema del estudio funcional de esta. Primeramente LANQLEY (1922) y después O'LEARY, HEINBECKER y BISHOP (1935) estos últimos basándose en los hallazgos de ECCLES y SHERRINGTON (1930) sugirieron que la inervación motora del huso estaría mediada por las fibras más finas de la raíz ventral e intentaron estudiar su posible función, para ello, estudiaban los efectos del incremento de intensidad del estímulo, cuando ya se habían reclutado todas las fibras eferentes gruesas, sobre la contracción isotónica del músculo. No observaron ningún incremento adicional en la contracción aun que tampoco consiguieron demostrar que habían estimulado las fibras eferentes finas pues la técnica de registro era insuficiente para observar el potencial de acción compuesto que se suponía debieran proporcionar.

Unos años antes MATTHEWS (1933) indicaba que la estimulación con intensidad superior a la necesaria para obtener la contracción máxima del músculo provocaba la excitación de algunos aferentes procedentes del huso muscular y basó precisamente en este hecho su clasificación de las terminaciones sensoriales del huso en A1 y A2 según presentasen este comportamiento o

no. HUNT y KUFFLER (1951 (a) y (b)) además de precisar que la respuesta A2 se obtenía por estimulación de las fibras eferentes finas y que se encontraba para los dos supuestos tipos de fibras, discutían la interpretación de MATTHEWS puesto que eran capaces de obtener respuestas en aferentes tipo A mediante estimulación de eferentes gruesas y sugerían que parte de los resultados se debían a excitación de los husos musculares no por un efecto fusimotor sino por alguna forma especial de reparto de la tensión al contraerse el músculo. Puesto que MATTHEWS no identificó las fibras responsables de sus hallazgos, ni impedía la actuación de las eferentes gruesas no es posible decidir que tipo de fibras estimulaba y lo correcto o no de su interpretación.

El primer registro de la actividad eléctrica desarrollada por las fibras eferentes finas fué obtenido por LEKSELL (1945) quien mostró que poseían un mayor umbral al estímulo eléctrico que las fibras gruesas y una menor velocidad de conducción que estas. El trabajo se desarrolló en el laboratorio de GRANIT, quien propuso el nombre de fibras gamma, puesto que las fibras responsables de la onda gamma de LEKSELL coincidía con la velocidad de conducción correspondiente al pico gamma de ERLANGER y GASSER (1937), La velocidad de conducción encontrada por LEKSELL para las fibras gamma correspondía a un 20-38 % de la velocidad de las fibras alfa, lo cual daba un rango de velocidad de conduccion real de 18 a 43 m/s. Que fué ampliada, posteriormente, a 15-55 m/s. (KUFFLER, HUNT y QUILLIAM, 1951).

Respecto al umbral de estimulación eléctrica LEKSELL indicó que era de cuatro a veinte veces más alto en las fibras gamma que en las alfa.

El siguiente paso era demostrar cual era la función específica de las fibras gamma, para lo cual se planteaba la necesidad de estimularlas aisladamente, lo que no era fácil puesto que su alto umbral impedía graduar el estímulo y reclutarlas de forma exclusiva. LEKSELL resolvió el problema estimulando simultáneamente las fibras alfa y las gamma, pero bloqueando selectivamente la conducción en las primeras mediante la presión del tronco nervioso. En estas condiciones, el estímulo gamma no desarrollaba tensión muscular por lo que cabía admitir que no contribuían al proceso de la contracción como sistema generador de tensión o movimiento pero en cambio comprobó que la estimulación gamma incrementaba considerablemente la actividad aferente global procedente del músculo por lo que concluyó que la función de las fibras gamma sería la regulación de la actividad sensorial originada en el músculo.

La técnica de fibra aislada (KUFFLER HUNT y QUILLIAM, 1951) confirmó esta interpretación demostrando además que las fibras gamma eran capaces de influenciar la actividad sensorial de los husos musculares solamente, no actuando sobre los órganos de Golgi. La activación de los husos musculares se llevaba a cabo sin ningún tipo de contracción detectable en el músculo.

Además algunas fibras gamma eran capaces de influenciar la descarga de varias fibras aferentes mientras que, por otro lado, una misma fibra aferente podía ser afectada por la activación de fibras gamma distintas que estimuladas simultáneamente provocaban sumación de efectos (HUNT y KUFFLER, 1951 (a); KUFFLER y HUNT, 1952 y SCHAFER, 1974).

HUNT y KUFFLER indicaban por otra parte que era posible obtener, en algunos casos, resultados mediante la estimulación con pulsos únicos pero que el procedimiento más eficaz era la estimulación repetitiva, la cual en determinados casos daba lugar a fenómenos de facilitación postestímulo de tal manera que durante un tiempo que podía llegar a los siete minutos el efecto de un único estímulo era superior al logrado con un estímulo idéntico antes de la estimulación repetitiva. Es importante remarcar que es precisamente en condiciones como estas cuando es posible registrar más frecuentemente respuestas a la aceleración por parte del terminal sensitivo.

La demostración histológica de la existencia de dos tipos de fibras musculares intrafusales sugería la posibilidad de que si la activación fusimotora era mediada por estas sería posible encontrar más de una forma de modificación de la descarga aferente. La investigación dirigida en este sentido probó que las fibras fusimotoras se pueden diferenciar en dos clases funcionalmente distintas que MATTHEWS (1962) denominó dinámica y

estática en base a sus efectos sobre la respuesta de las terminaciones primarias a los estiramientos en rampa.

Ambos tipos de fibras fusimotoras aumentan la frecuencia de descarga de las terminaciones primarias cuando el músculo se mantiene a una determinada longitud tanto antes como una vez completado el estiramiento, se diferencian entre si en el hecho de que mientras que las fibras fusimotoras dinámicas incrementan también la respuesta dinámica de las terminaciones primarias en la fase de aumento de la longitud, las fibras fusimotoras estáticas no sólo no la incrementan sino que habitualmente reducen dicha respuesta.

Puesto que la diferencia entre ambos tipos de fibras fusimotoras se manifiesta sobre la respuesta dinámica de las aferentes primarias y esta se suele medir mediante el estudio del índice dinámico es de esperar que este resulte afectado a su vez. CROWE y MATTHEWS (1964 (b)) encuentran que es así, de forma que la estimulación de una fibra fusimotora dinámica desplaza en sentido positivo la curva que relaciona índice dinámico con velocidad de estiramiento con respecto a la respuesta de la misma fibra sin estimulación fusimotora. Cuando lo que se activa es una fibra fusimotora estática el desplazamiento es en sentido contrario. CROWE y MATTHEWS señalan además que el efecto de aumento del índice dinámico por estímulo gamma dinámico se incrementa cuando lo hace



la frecuencia de estimulación de la fibra fusimotora, mientras que la disminución debida al estímulo de fibras estáticas es bastante independiente de la frecuencia con que se estimulen estas.

Resultados similares han sido obtenidos por otros autores (BROWN, CROWE y MATTHEWS, 1965; BESSOU, EMONET-DENAND, y LAPORTE, 1965; APPELBERG, BESSOU y LAPORTE, 1966 y EMONET-DENAND, LAPORTE y PAGES, 1966) en el tibial posterior, lumbricales y tenuissimus del gato y en el tenuissimus del conejo respectivamente. También ha sido posible comprobar que cuando un axon motor inerva más de un huso sus efectos son siempre de tipo dinámico o estático por lo que se debe excluir la posibilidad de que estos se deban a situaciones particulares y aceptar que se trata de un efecto específicamente dependiente del tipo de fibra motora estimulada (CROWE y MATTHEWS, 1964 (b); BROWN, CROWE y MATTHEWS, 1965 y BESSOU, LAPORTE y PAGES, 1966).

Pese a la afirmación de MATTHEWS (1972) de que cualquier fibra con acción excitatoria sobre las terminaciones primarias es fácilmente clasificable como dinámica o estática por su efecto sobre el índice dinámico y de que no existen fibras con efectos intermedios, SCHÄFER (1973) ha presentado evidencia que lo contradice. Este estimula con rampas de hasta 500 mm/s de velocidad los husos, encontrando que el índice dinámico aumenta con la estimulación fusimotora dinámica respecto al valor control sin estimulación gamma, pero sólo cuando la velocidad de estiramiento

to utilizada es menor de 60 mm/s. y a partir de este valor la curva control interseca a la de estimulación y la supera. Cuando representa los datos en escala doble logarítmica también se cortan las rectas que representan la relación índice dinámico y velocidad de estiramiento y puesto que la relación es de tipo potencial el autor concluye que el efecto de la estimulación fusimotora dinámica es disminuir el valor del exponente que desde un rango de 0,33 a 3,0 , con media 0,74, en el control pasa a ser de 0,17 a 0,56 con un valor medio de 0,42 en condiciones de estímulo gamma dinámico.

En lo que se refiere a la estimulación gamma estática , para velocidades de estiramiento por debajo de los 55 mm/s. el índice dinámico es menor que en el control sin estímulo pero también se cortan las curvas y a partir de dicha velocidad de estiramiento se puede encontrar que el índice dinámico es mayor con estimulación fusimotora estática que sin ella. El tipo de relación, que es también potencial, no varía y lo que sucede es que el valor del exponente que en los controles es de 0,4 a 0,75 con media 0,6 pasa a ser de 0,78 a 1,3 con media en el valor 0,96.

SCHÄFER no indica cual es la frecuencia de estimulación de las fibras fusimotoras que utiliza, por lo que es posible suponer que el efecto encontrado se debe a que esta sea muy baja, lo cual explicaría un menor efecto sobre el índice dinámico en el caso de las fibras dinámicas en que este depende de la

frecuencia de estimulación, pero la objeción no parece válida para los datos referentes a fibras gamma estáticas. En cualquier caso es evidente que la clasificación de una fibra en dinámica y estática basada exclusivamente en el valor del índice dinámico con y sin estimulación es válida tan sólo para velocidades de estiramiento inferiores a 50 mm/s. y parece ser más cierta la clasificación basada en el valor que tome el exponente de la ecuación que define la relación velocidad de estiramiento índice dinámico aunque en este caso la nomenclatura resultaría algo paradójica.

El otro carácter diferencial de las fibras estáticas y dinámicas es su actuación sobre la sensibilidad de las terminaciones secundarias. Esta ha podido ser estudiada mediante la obtención de una preparación en que se registra simultáneamente la descarga de ambos tipos de terminaciones sensoriales procedentes del mismo huso (APPELBERG, BESSOU y LAPORTE, 1965) lo cual permite clasificar el tipo de fibra gamma estimulada y sus efectos sobre cada tipo de terminación. Las terminaciones secundarias son excitadas de forma similar a las primarias por las fibras gamma estáticas, pero en cambio la estimulación gamma dinámica no afecta la descarga de las terminaciones secundarias, excepto, en algunos casos en que estas presentan ya inicialmente un cierto grado de sensibilidad dinámica, coincidente además con el hecho de tratarse de fibras que por su diámetro y velocidad de conducción se sitúan en una zona cercana a la que cubre el límite inferior de las fibras de ti

po I. No obstante, estos resultados son discutidos por DURKOVIC y PRESTON (1974) quienes encuentran, en el sóleo del gato, algunas fibras fusimotoras que incrementan el índice dinámico de las terminaciones secundarias y que en un caso consiguen identificar como fibra dinámica por su efecto sobre las terminaciones primarias.

En lo que se refiere a la fase de la estimulación en rampa en que se recupera el músculo a las condiciones iniciales y que se caracteriza por el silenciamiento brusco de la descarga de las terminaciones primarias, la estimulación fusimotora dinámica es incapaz de evitarlo, mientras que la estática logra un decaimiento progresivo de la frecuencia de descarga sin el cese brusco de disparo e incluso, en ocasiones, es posible conseguir un incremento en la frecuencia (LENNERSTRAND y THODEN, 1968).

Cuando se testean los efectos de la estimulación fusimotora sobre la descarga de las terminaciones primarias sometidas a estiramientos de forma sinusoidal se observa que para bajas frecuencias de estimulación mecánica, la estimulación sinultánea de las fibras gamma dinámicas incrementa la sensibilidad dinámica, haciendo más prominente la respuesta de la terminación en la fase de incremento de la longitud, lo cual se traduce en un aumento en la amplitud de la modulación de la frecuencia de descarga. La estimulación de las fibras estáticas disminuye la sensibilidad de la terminación con lo que es posible obtener una descarga que de estar modulada por la frecuencia del estiramiento pase a ser prácticamente idéntica durante toda la duración del ciclo. Sin embargo

para altas frecuencias de estimulación mecánica, en particular a partir de los 2 a 5 Hz. la estimulación de los axones estáticos no sólo incrementa la sensibilidad de las terminaciones primarias sino que esta supera incluso a la obtenida mediante estimulación de las fibras dinámicas. (CROWE y MATTHEWS, 1964 (b)).

Estos resultados concuerdan con los descritos anteriormente al tratar de las modificaciones del índice dinámico, puesto que el efecto de aumentar la frecuencia del estiramiento sinusoidal es, para una amplitud constante, el incrementar la velocidad del estiramiento. Se ha sugerido (MATTHEWS, 1972) que este hecho no hace sino reflejar la extraordinaria sensibilidad de las terminaciones primarias a la velocidad y no tendría nada que ver con el efecto fusimotor en sí, sin embargo la explicación deja sin justificar la causa por la cual el estímulo de una fibra denominada precisamente "estática" iguala el efecto producido por una dinámica. Pero es que, además, no se han encontrado diferencias respecto a la acción de ambos tipos de fibras fusimotoras sobre la sensibilidad de las terminaciones primarias a la vibración (CROWE y MATTHEWS, 1964 (b) ; BROWN, ENGBERG y MATTHEWS, 1968) cuando era de suponer que debiera haberlas puesto que se trata de un tipo de estímulo que pone en evidencia la sensibilidad dinámica de forma más clara que cualquier otro.

Tampoco en condiciones estáticas es posible distinguir radicalmente la acción de ambos tipos de fibras

fusimotoras. Cuando se mantiene el músculo a longitud constante, cerca de su máxima extensión en condiciones fisiológicas, y se estudia el efecto de la estimulación fusimotora estática y dinámica sobre la descarga de las terminaciones primarias se encuentra (CROWE y MATTHEWS, 1964 (b)) que el efecto es prácticamente igual para ambas. Los resultados publicados difieren y es posible que dependan de las particulares condiciones experimentales puesto que trabajando de forma similar ENDERSSON, LENNERSTRAND y THODEN (1968) encuentran que, por término medio, el efecto de las fibras gamma estáticas es el doble que el de las dinámicas, medido sobre la descarga de las terminaciones primarias. En lo que respecta a la proporción de efectos para cada tipo de terminación sensitiva encuentran que ante la estimulación estática el efecto conseguido es doble si se trata de terminaciones primarias que si es sobre las secundarias, confirmando en este sentido, los datos aportados por BROWN, ENGBERG y MATTHEWS (1967).

Si el efecto fusimotor se estudia no directamente sobre el incremento en la frecuencia de descarga sino sobre la sensibilidad a la posición, es decir, sobre la pendiente de la recta que relaciona longitud del músculo y frecuencia de disparo, los resultados son más difíciles de interpretar. La estimulación de las fibras fusimotoras estáticas no produce un efecto único, como era de esperar, sobre las terminaciones sensoriales. En efecto, si la terminación es secundaria, lo más usual es encontrar un incremento en la sensibilidad a la posición, mientras que si es pri

maria es menos frecuente encontrar un aumento claro de la pendiente. En otras ocasiones, en cambio, la sensibilidad a la posición no se afecta o, incluso, disminuye. Lo que sí ocurre de forma general es que la estimulación simultánea y a alta frecuencia de varias fibras es táticas provoca un aumento marcado de la sensibilidad a la posición, aunque el efecto parece poco fisiológico (CROWE y MATTHEWS, 1964 (a); LENNERSTRAND y THODEN, 1968 (b); BROWN, LAWRENCE y MATTHEWS, 1969; y JANSEN y MATTHEWS, 1962 (b)).

El efecto de la estimulación gamma dinámica sobre la sensibilidad a la posición, condiciones estáticas, es muy similar al descrito anteriormente para la estimulación gamma estática y así, es posible, encontrar aumentos, disminución o ningún tipo de cambio (CROWE y MATTHEWS, 1964 (a)).

Evidentemente los efectos de la estimulación fusimotora parecen depender no sólo del tipo de fibra gamma activada sino también del tipo de terminación sobre la cual se analiza la función de control, al mismo tiempo, y pese a las diferencias entre los resultados obtenidos por estimulación de uno y otro tipo de fibra gamma es posible que, al menos en parte, el mecanismo mediante el cual afectan la sensibilidad sensorial tenga algún componente en común, lo que explicaría la similitud de efectos encontrados en determinadas ocasiones.

Por otra parte parece, también, que

la alteración de la sensibilidad de las terminaciones sensoriales por la estimulación fusimotora, más que cambiar las características de transducción del receptor, en algunos casos se limita simplemente a actuar de forma que parte en su descarga de un nivel inicial desplazado, pero que se mantiene idéntica la proporcionalidad de efectos encontrada previa a la estimulación.

Otro hecho de interés encontrado mediante estimulación fusimotora y que deberá ser tenido en cuenta en el momento de interpretar los mecanismos íntimos del funcionamiento del receptor es el fenómeno del "driving" consistente en la obtención mediante dicha estimulación de fibras gamma estáticas, de que la terminación primaria descargue un potencial de acción por cada impulso eferente. (BROWN, CROWE y MATTHEWS, 1965). El efecto se obtiene exclusivamente por estímulo de fibras gamma estáticas y es posible observarlo tanto sobre fibras sensitivas primarias como secundarias aunque para ello (MATTHEWS, 1972) es necesario estimular con altas frecuencias aunque algunos autores (APPELBERG, BESSOU y LAPORTE, 1965) refieren que es posible lograrlo a bajas frecuencias (22 pulsos por segundo). El fenómeno no es posible obtenerlo por estímulo gamma dinámico.

En el próximo capítulo se tratará de incorporar los datos experimentales presentados hasta ahora en una serie de hipótesis, cuya justificación se discutirá, que intentan explicar los mecanismos de transducción sensorial.



## 2.- CARACTERISTICAS DEL PROCESO DE TRANSDUCCION.

Se admite, de forma general, que la descarga codificada en forma de tren de impulsos procedente del receptor se inicia mediante una depolarización local a nivel del terminial sensitivo (GRANIT, 1955). Para este cambio de potencial se propuso el nombre de potencial generador (BERNHARD, GRANIT y SKOGLUND, 1942) aunque, posteriormente, se sugirió (DAVIS, 1961) que la denominación se reservase para los potenciales que disparan la descarga propagada, proponiendo el nombre de potencial de receptor para el originado a nivel de estructuras diferenciadas. En la literatura se utilizan, sin embargo, como términos sinónimos y la diferenciación entre los dos conceptos no se ha generalizado.

El registro del potencial de receptor presenta problemas técnicos. En primer lugar es necesario bloquear la descarga propagada, puesto que la enmascara y dificulta su interpretación. En segundo lugar es difícil registrarlo de forma directa pues dada el tamaño del terminal nervioso es difícil el empalamiento mediante micropipetas y habitualmente lo que se obtiene es el registro del potencial propagado electrotónicamente lo cual implica que no se conocerán datos acerca de su amplitud real y tansólo se obtendrán acerca de su forma y esto admitiendo que se transmite sin distorsión. Todo ello explica el que los datos disponibles

acerca del potencial de receptor de los husos musculares de los mamíferos sean muy escasos y por tanto se esté obligado a extrapolar a partir de los obtenidos en otras especies.

La mayor parte de los datos acerca de la forma del potencial de receptor y de su relación con los parámetros de estimulación proceden de trabajos realizados en músculos de rana. Conviene tener en cuenta que el huso de la rana no es idéntico al de los mamíferos y que como ya se indicó anteriormente dispone de una sola fibra sensitiva, de tres a doce fibras musculares intrafusales y de dos tipos de inervación motora (MATTHEWS, 1963, 1964 MATTHEWS y WESTBURY, 1965). Asimismo la disposición de los terminales sensitivos presenta, al microscopio electrónico, una estructura diferente a la de los mamíferos. No es posible por lo tanto extrapolar directamente los resultados obtenidos en la rana a otros animales sin embargo, puesto que muchas de las características del potencial de receptor de los husos musculares son comunes a las de otros receptores y otras especies es posible formarse una cierta idea de lo que debe ser el proceso de transducción en el caso que nos ocupa, el huso muscular en los mamíferos.

a.- El potencial de receptor en el huso muscular de la rana.

KATZ (1949, 1950 (a) y (b)) registró

en el extensor del IV dedo de la rana, los cambios eléctricos producidos en el terminal nervioso de las fibras aferentes al someter el músculo a estiramiento. Junto con la descarga de impulsos obtuvo un cambio lento del potencial que se conducía electrotónicamente por el nervio hasta los electrodos. Cuando la descarga de impulsos se bloqueaba mediante procaína, el potencial lento no resultaba afectado lo cual favorecía su estudio.

KATZ describió en el potencial de receptor tres fases cuando se provocaba mediante un aumento de longitud del músculo en escalón. La primera fase, que denominó dinámica tenía lugar durante la fase dinámica del estiramiento y presentaba la característica de sobrepasar el valor que se adquiere en la segunda fase, denominada estática, y que corresponde con la meseta del estiramiento. Cuando se vuelve el músculo a las condiciones iniciales, el potencial de receptor también lo hace, tercera fase, y sobrepasa en sentido contrario el valor que se registraba en el momento anterior al estiramiento. La forma del potencial de receptor sigue por lo tanto al estímulo aunque no es idéntica a la de este debido a los sobrepasos señalados. KATZ indicó asimismo que existía una relación proporcional entre la amplitud del potencial de receptor y la frecuencia de descarga aunque, como ya se ha indicado, no fué posible determinar la amplitud real del potencial de receptor y por tanto las conclusiones se han establecido sobre un registro del que se desconoce si su aspecto es o no idéntico al original.

El primer problema que se debía abordar se refiere al sitio en que tiene lugar el proceso de transducción mecano-eléctrica. No existe ningún dato que aporte evidencia directa, sin embargo, se acepta de forma casi general que tiene lugar a nivel de las ramificaciones amielínicas del terminal sensitivo, mientras que el lugar de génesis de la descarga propagada sería el primer nodo de Ranvier. Esta hipótesis se basa en los datos presentados por DIAMOND, GRAY y SATO (1956), LOEWENSTEIN y RATHKAMP (1958) y LOEWENSTEIN (1961) trabajando con el corpúsculo de Paccini. Sin embargo HUNT y TAKEUCHI (1962) y OZEKI y SATO (1964) señalan que es posible obtener potenciales de acción propagados que se originen a nivel de la rama amielínica y que se conducen en las dos direcciones a partir del sitio de origen.

En el huso muscular ITO (1969 (a) y (b)) señala también la posibilidad de que las ramificaciones amielínicas del terminal sensitivo sean lugar de origen de respuestas todo o nada e incluso indica (ITO, 1970, 1971 (a) y (b)) que parte de la respuesta considerada como potencial de receptor por KATZ y posteriormente por OTTOSON y SHEPHERD (1965, 1971) podría ser un artefacto. El propio OTTOSON (1972 (b)) responde que los experimentos en que se obtienen tales artefactos son sistemáticamente descartados median<sup>te</sup> la comprobación de que la descarga obtenida es de origen nervioso por su desaparición tras el pinzamiento del nervio. La cuestión queda, sin embargo, abierta y el resultado final es que no se conoce el papel que puede representar el terminal mielínico en la génesis

del potencial de receptor, si es que tiene alguno, o el que le corres  
ponda a las terminaciones amielínicas en la producción de impulsos  
propagados.

Como dato adicional es interesante  
recordar que en la rana existen estructuras especiales, descritas  
con microscopía electrónica por KATZ (1961) entre las fibras muscu  
lares y los terminales sensitivos, para las que se sugirió como fun  
ción la de intervenir en el proceso de transducción. Muy reciente  
mente ITO, KANAMORI y KURODA (1974) han demostrado la posibilidad de  
transmisión eléctrica entre fibras musculares y terminal nervioso  
a este nivel, aunque se sigue sin conocer el papel que en la génesis  
del potencial de receptor pueda tener dicha posibilidad.

El potencial de receptor está rela  
cionado con la amplitud y velocidad del estiramiento. Cuando se modi  
fica la amplitud del estiramiento varían tanto el valor alcanzado  
en la fase dinámica del potencial de receptor como el alcanzado en  
la fase estática. OTTOSON y SHEPHERD (1965) estudiaron esta variación  
encontrando que la pendiente con que se incrementa la amplitud de  
la fase dinámica es mayor que la correspondiente al incremento de  
la estática pero que al mismo tiempo también es cierto que se alcan  
za el valor máximo de amplitud para la primera antes que para la se  
gunda. Así mientras que la amplitud de la fase dinámica es máxima  
para estiramientos del orden del 30 % del valor de reposo, la ampli

tud de la fase estática puede seguir aumentando hasta longitudes del músculo por encima del 100 % de la de reposo, aunque suponga lesión irreversible para el huso. En lo que se refiere a la relación entre velocidad de estiramiento y amplitud del potencial de receptor KATZ (1950 (b)) y OTTOSON y SHEPHERD (1965) encuentran que la amplitud máxima del potencial de receptor es proporcional al logaritmo de la velocidad de estiramiento, cuando esta se incrementa de forma que se mantiene constante la amplitud final del estiramiento.

Una característica importante del potencial de receptor es que puede poner en evidencia alguno de los factores mecánicos envueltos en el proceso de codificación es el curso temporal y el aspecto de la repolarización que sigue a la vuelta a las condiciones iniciales de longitud muscular. Tanto en el caso de un estiramiento breve como en el caso de la recuperación tras de un estiramiento mantenido el potencial de receptor decae a los valores iniciales según una curva de aspecto exponencial, con una constante de tiempo del orden de 8 a 12 milisegundos (OTTOSON y SHEPHERD, 1971). En el paso de la fase dinámica a la estática la curva presenta el mismo aspecto e incluso los valores correspondientes a la constante de tiempo se encuentran dentro de los límites anteriores.

El curso temporal del potencial de receptor explica parte de las características de adaptación del receptor. El mantenimiento de la depolarización en la fase estática es

la causa de la lenta adaptación del huso muscular, no obstante si se considera el estado inicial con el paso de la fase dinámica a la estática el receptor se puede considerar como de adaptación rápida. El índice dinámico sería una medida aceptable de las características de adaptación de la fase inicial y su modificación con los parámetros de estimulación es un dato a tener en cuenta en el momento de explicar la adaptación del receptor no sólo como debida intrínsecamente a la estructura funcional del receptor sino como un proceso en el que también interviene, al menos parcialmente, el tipo de estímulo utilizado.

En este sentido la importancia de las características viscoelásticas de las estructuras que rodean el terminal sensitivo fué puesta elegantemente de manifiesto por LOEWENSTEIN y MENDELSON (1965) en el corpúsculo de Paccini demostrando que la eliminación de las cápsulas del receptor cambia las características del potencial generador, de un potencial de adaptación rápida se pasaba a uno de adaptación lenta. Sin embargo pese al cambio de forma del potencial generador la respuesta del corpúsculo de Paccini ante un estímulo mantenido sigue consistiendo, en sólomente, algún impulso, por lo que se debe aceptar que en el proceso de adaptación influyen también las características de acomodación del terminal nervioso. En el caso del huso muscular no parece, sin embargo, que la acomodación influya en la adaptación del receptor excepto en el caso de depolarizaciones muy intensas (EDWARDS, 1955; LIPPOLD, NICHOLLS y REDFEARN, 1960 y WENDLER y BURKHARDT, 1961).

OTTOSON y SHEPHERD (1968) y HJSMARK

y OTTOSON (1970 (b)) señalan que deben existir otros factores además de las características mecánicas en la secuencia de hechos que llevan a la adaptación puesto que, los primeros, no encuentran evidencia de cambios de longitud en la zona reticular del huso cuando estudian, mediante fotomicroscopía estroboscópica, la fase inicial del estiramiento. Los segundos por su parte indican que la caída en el potencial de receptor desde la amplitud obtenida en la fase dinámica hasta la de la estática es menor cuando el receptor se mantiene a un nivel de tensión constante que cuando se mantiene a longitud constante. Estos resultados suponen que aunque parte de la adaptación inicial es atribuible a las características mecánicas del receptor, estas, no explican el proceso completamente y es posible que estén involucrados otros factores como las características eléctricas de la membrana receptora y cambios específicos de conductancia asociados a los movimientos iónicos que intervienen en el proceso.

Finalmente existe aún otro hecho interesante en el comportamiento del huso muscular y en el que es posible que estén involucrados también factores mecánicos y que es la disminución en la excitabilidad mecánica causada por un estiramiento previo. Junto a esta disminución de excitabilidad mecánica, la fibra aferente exhibe un, aparentemente paradójico, incremento de excitabilidad eléctrica, explicable, al menos parcialmente, por la situación de despolarización que supone el estiramiento previo (OTTOSON



y SHEPHERD, 1969; y OTTOSON, McREYNOLDS y SHEPHERD, 1969). En cuanto a la depresión en la sensibilidad mecánica está estrechamente ligada con la duración del estiramiento condicionante y con el curso temporal de la curva de repolarización (OTTOSON, McREYNOLDS y SHEPHERD, 1969). Es muy probable que la causa de dicha depresión se deba a que el estiramiento de prueba se produce en un momento en que a causa de las características elásticas del receptor, la longitud real del receptor no coincide todavía con la verdadera longitud inicial o de reposo y que la amplitud del potencial de receptor sea reducida de forma proporcional a dicha diferencia (OTTOSON y SHEPHERD, 1971).

En lo que se refiere al potencial de receptor en los husos de mamíferos existen muchos menos datos. LIPPOLD, NICHOLLS y REDFEARN (1960) consiguen registrarlo situando los electrodos muy próximos al músculo, aunque fueron incapaces de determinar si se trataba de un registro correspondiente a terminaciones primarias o secundarias. Más recientemente HUNT y OTTOSON (1973) registran el potencial de receptor para ambos tipos de terminaciones con bloqueo de la descarga mediante tetrodotoxina. En el caso de las terminaciones primarias y ante la estimulación en rampa se encuentra un primer componente, muy lábil, cuya pendiente depende de la velocidad del estiramiento, seguido de otro, más tardío, pero todavía relacionado con la fase dinámica y que varía asimismo con la velocidad del estiramiento. Tras la fase dinámica el potencial se mantiene estable hasta que se elimina el estiramiento

en cuyo momento decae al nivel basal o incluso por debajo de este. En el caso de las terminaciones secundarias el componente temprano de la fase dinámica es muy pequeño o está ausente y el componente tardío es también menor. En ambas terminaciones la amplitud en la fase estática es proporcional a la amplitud del estiramiento.

b.- El mecanismo íntimo del proceso de transducción.

Los datos presentados muestran, evidentemente que el huso muscular es un mecanoreceptor, de tal forma que codifica como descarga de potenciales de acción algunos parámetros relacionados con el cambio de energía mecánica en el músculo. Hasta aquí se ha aceptado que esa forma de energía sería la variación de longitud del músculo y/o alguna de sus derivadas respecto al tiempo (velocidad, aceleración). Se indicó, sin embargo, en su momento que en los experimentos iniciales de MATTHEWS (1933) el estímulo aplicado se medía en forma de gramos de carga a que se sometía el músculo y, precisamente MATTHEWS (1931), en la rana se encontraba una relación lineal entre la frecuencia de descarga del receptor, en estiramiento estático, y el logaritmo de la carga aplicada.

Más recientemente (HUSMARK y OTTON, 1970 (a)) trabajando con husos aislados de rana se encuentra

una estrecha relación entre la tensión aplicada al músculo y la forma del potencial de receptor. Así ante un estiramiento en escalón tanto la tensión desarrollada como el potencial de receptor muestran una fase inicial, rápida de incremento, seguido de una caída a un nivel estable y que se mantiene durante el tiempo que dura el estiramiento. Además la constante de tiempo de la caída de tensión es prácticamente la misma que la de la caída del potencial de receptor, lo que induce, naturalmente, a pensar que parte del proceso de adaptación se puede atribuir a la caída de tensión.

Algo semejante ocurre en otro tipo de receptor, en muchos aspectos, similar al huso muscular, el receptor al estiramiento de los crustáceos, lo que ha llevado a sugerir a algunos autores (KRNEJEVIC y VAN GELDER, 1961; BROWN y STEIN, 1966) que es más bien la tensión que no el estiramiento el estímulo real para las terminaciones sensitivas del huso. En sentido contrario HUSMARK y OTTOSON (1970 (b)) señalan que el potencial de receptor decae también incluso cuando se estimula a tensión constante, aunque también es cierto que la caída es menor que la obtenida para estiramiento constante.

Es posible, por lo tanto, que la tensión pasiva desarrollada a nivel de las terminaciones sensoriales sea responsable, al menos en parte, de algunas de las características del mensaje sensorial, aunque la evidencia experimental sugiere que el estímulo eficaz de estas es algún tipo de deformación relaciona

do de forma más o menos complicada con ambos factores puesto que ninguno de ellos, por separado, es capaz de explicar de forma total los caracteres de la transducción mecanoeléctrica.

Un hecho importante al abordar este tema es el de las posibles diferencias entre los cambios de tensión y longitud desarrollados a nivel del huso aislado y su relación con los obtenidos en el músculo "in toto", en este sentido HUSMARK (1973) refiere no encontrar diferencias entre ambos estudiando el músculo extensor largo del IV dedo de la rana y husos musculares aislados procedentes de este.

Pese a la falta de conclusiones acerca del estímulo específico del receptor, existen algunas teorías que intentan explicar el mecanismo íntimo de la despolarización que supone el potencial generador, a partir, de algún cambio estructural provocado por la deformación mecánica del terminal sensitivo.

Una de ellas postula la liberación de un transmisor químico a causa del estiramiento. Dicho transmisor actuaría sobre las terminaciones sensitivas despolarizándolas. Como posible transmisor se ha intentado involucrar a la acetilcolina, dada la semejanza entre el potencial de receptor y el potencial de placa motora. Sin embargo, mientras que concentraciones del orden de  $1 \times 10^{-17}$  M. son eficaces a nivel de la placa motora (KATZ, 1966), la exposición del huso muscular a la acetilcolina a concentraciones

crecientes hasta  $1 \times 10^{-7}$  M. no provoca efecto excitatorio y concentraciones mayores dan lugar al silenciamiento de la descarga espontánea (OTTOSON y SHEPHERD, 1971). Pese a esto la exposición del huso muscular a concentraciones elevadas de anticolinesterásicos (excepto prostigmina) da lugar a un efecto excitatorio (OTTOSON, 1961) que probablemente sea inespecífico.

La otra teoría supone que la deformación mecánica del terminal sensitivo provocaría la apretura de canales en la membrana que al permitir el paso de iones daría lugar al cambio de polaridad registrado. Existe muy poca evidencia a respecto de esta posibilidad si no es la presentada por KARLSSON y OTTOSON (1970) respecto al efecto sobre la descarga de la utilización de soluciones anisotónicas en el baño de perfusión y a los cambios ultraestructurales a que da lugar. En este sentido concluyen que la acción excitatoria requiere un nivel de deformación comparativamente pequeño.

Si la hipótesis de apertura de canales iónicos mediante la deformación es cierta es de esperar que el efecto de la estimulación sea un aumento no selectivo de la permeabilidad a todos los iones. Si esto es así será de interés estudiar los efectos sobre el potencial generador de la alteración en las concentraciones de sodio, potasio, etc. en el medio.

KATZ (1950 (b)) observa que es posi

ble obtener el potencial de receptor en ausencia de sodio en el me dio sustituyéndolo por cloruro de colina. GRAY y SATO (1953) tampoco consiguen demostrar que el sodio sea esencial para la estimulación del corpúsculo de Paccini. Sin embargo trabajos posteriores en este (DIAMOND, GRAY e INMAN, 1958) y en el huso muscular (OTTOSON, 1964) muestran lo contrario. El efecto inicial de la eliminación del sodio es la abolición de la descarga espontánea del huso en reposo seguido de una disminución de la respuesta al estiramiento de forma que al cabo de 3 a 10 minutos desaparece todo tipo de actividad conducida, aunque el potencial de receptor permanece poco afectado. Con el tiempo la amplitud del potencial disminuye pero a los treinta minutos de exposición a una solución libre de sodio, todavía es posible registrarlo con una amplitud del orden del 20 al 30 % del va lor inicial.

El potasio parece estar también in volucrado en el proceso de producción del potencial de receptor (HUSMARK y OTTOSON, 1970 (c)) y es posible una acción indirecta del calcio a través de su efecto sobre la permeabilidad de la membrana (OTTOSON, 1965). Parece, pues, que se podría aceptar un proceso de aumento inespecífico de permeabilidad como responsable del potencial de receptor.

En cuanto al proceso o canales responsables, al menos en lo que respecta al sodio, no parecen ser los mismos que dan lugar al potencial de acción. En efecto la te-

trodotoxina (TTX) que bloquea los canales al sodio y de esta forma impide la actividad conducida, no afecta al potencial de receptor (ALBUQUERQUE, CHUNG y OTTOSON, 1969) de forma que para reducir su amplitud es necesario eliminar el sodio del medio de perfusión (el efecto es reversible) lo cual demuestra que la TTX no bloquea el incremento de permeabilidad al sodio. Es posible que esta falta de acción se deba o bien a que el proceso subyacente es distinto o bien a que la TTX es incapaz de llegar al "sitio" donde debe efectuar el bloqueo y en este sentido OTTOSON y SHEPHERD (1971) sugieren que dicho sitio podría estar en el interior de la membrana.

## SECCION . TERCERA

### OBJETIVOS



## C A P I T U L O   I

### LA INTRODUCCION DEL ANALISIS

#### ARMONICO EN BIOLOGIA

En las páginas precedentes se ha in tentado exponer un resumsn de los conocimientos básicos, en la actual lidad, acerca de la morfología y función de los husos musculares. De ellos se concluye el considerar a los husos musculares como un tipo especializado de macanoreceptor de bajo umbral capaz de detectar y codificar en forma de un mensaje sensorial modificaciones de la longitud muscular y además de la velocidad (y quizás de la acelera ción) con que dicha longitud se modifica. El abundante trabajo expe rimental realizado acerca de su comportamiento ante distintos tipos

de estímulo permite precisar muchas de las características cualitativas del receptor, sin embargo, las conclusiones así obtenidas adolecen de un defecto desde el punto de vista de la generalización de las propiedades del órgano receptor. En efecto a partir de ese tipo de diseño experimental, sólo es posible obtener conclusiones correctas en tanto en cuanto se refieran al caso particular del estímulo empleado en cada experimento. En este sentido los datos presentados no permiten conocer lo que sería el "ideal" del fisiólogo respecto al funcionamiento sensorial, la obtención de algún tipo de relación entre estímulo y respuesta que permita predecir cual será la res-puesta del receptor ante un estímulo cualquiera.

En las últimas décadas se han desarrollado métodos que permiten una cierta aproximación a ese "ideal" mediante la introducción, en Biología, de los métodos utilizados en Análisis de Sistemas y de la Teoría del Control, utilizados ampliamente en la Ingeniería moderna.

Uno de estos métodos y probablente el más utilizado en Biología es el uso del Análisis Armónico para la obtención de la Respuesta en frecuencia en Sistemas Lineales (véase sección cuarta, segunda parte) por la relativa facilidad con que se pueden desarrollar los procedimientos de estimulación y análisis adecuados. A partir de los resultados obtenidos con este método y en el caso de los sistemas lineales, es posible, basándose en la descomposición en Serie de Fourier de las funciones periódicas pre-

decir la respuesta del sistema ante casi cualquier función de entrada.

El primer análisis de este tipo aplicado al estudio de un receptor que hemos encontrado en la literatura se debe a PRINGLE y WILSON (1952) y en él se estudiaba la respuesta del mecanoreceptor situado a nivel de las espinas fémoro-tibiales de las patas torácicas de la cucaracha. A partir de entonces el método ha sido aplicado con cada vez, más frecuencia en el curso de las dos últimas décadas habiéndose estudiado el comportamiento de gran cantidad de receptores. En esta línea se deben reseñar los trabajos de STARK y SHERMAN (1957) sobre el reflejo consensual pupilar a la luz, SAGAWA, TAYLOR y GUYTON (1961) acerca de la respuesta presora a la isquemia cerebral, WATANABE (1962) en el ganglio abdominal del cangrejo, CHAPMAN y SMITH (1963) de nuevo en la espina táctil de la cucaracha, HERMAN y STARK (1963) en el órgano fotoreceptor del sexto ganglio abdominal del cangrejo, BORSELLINO, POPPELE y TERZUOLO (1965) en el receptor al estiramiento en crustáceos, CLELAND y ENROTH CUGEL (1966) en las células ganglionares de la retina del gato, HUGHES y MAFFEI (1966) en el mismo tipo de estructura, PINTER (1966) esta vez en las células visuales del ojo del lfmulus, GLATTKE (1969) en base a la respuesta a sonidos en el núcleo coclear del gato, STOLL (1969) quien analiza la regulación del sistema respiratorio en base al  $\text{CO}_2$  en aire inspirado, SPERKREIJSE y NORTON (1970) estudian los potenciales S en la retina de la carpa y MÖLLER (1971) analiza de nuevo la respuesta en unidades del núcleo coclear pero en

la rata.

En esta última década aparecen cada vez con más frecuencia análisis en el campo de los sistemas no lineales, que coexisten con el método lineal que en menos de veinte años se ha transformado en clásico. Así LEVETT (1972) y MARMARELLIS (1972) estudian fotoreceptores desde un punto de vista no lineal y aparecen en tratados y monografías capítulos dedicados al análisis armónico en el estudio de las características del funcionamiento sensorial (FUORTES, 1971). En los dos últimos años se continúa el trabajo en este campo en el estudio de la regulación de la respiración (BARRÉS, SANTUCCI y MARCHAND, 1973; y DAUBENSPECK, 1973), del funcionamiento retiniano (MARMARELLIS y NAKA, 1973 (a), (b) y (c) y TOYODA 1974) y en el núcleo coclear (MÜLLER, 1973) y en el fotoreceptor aislado del ojo lateral del percebe (ROSENTHAL, 1974).

El número de trabajos publicados sobre el tema se extiende aún mucho más, en particular en el campo del análisis de los sistemas de control por realimentación en que el análisis armónico es el método de elección para la obtención de la respuesta en lazo abierto. Hemos escogido los anteriores por la amplitud en que se tratan en ellos los datos básicos relativos a la metodología y por la posibilidad de ser utilizados como cabeza de puente para ulteriores referencias sobre el método.

## C A P I T U L O   I I

### EL ANALISIS ARMONICO APLICADO AL PROBLEMA DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS HUSOS MUSCULARES.

Los primeros análisis de la respuesta de los husos musculares ante el estiramiento sinusoidal, no tenían por objeto la determinación de una función de transferencia del receptor sino más bien la obtención de datos acerca de la actividad del receptor en una situación que por el curso temporal del estímulo presenta una similitud considerable con algunas situaciones fisiológicas y patológicas como pueden ser cierta actividad rítmica en la descarga basal de las motoneuronas (LIPPOLD, REDFEARN y VUČO , 1957) o el temblor en algunos síndromes de lesión del sistema ner-

vioso. Aunque los resultados obtenidos no fueron considerados desde el punto de vista del análisis armónico, parte de ellos pueden ser reutilizados y a su través obtener, al menos de forma muy general, datos sobre el análisis en frecuencia de los receptores al estiramiento.

Así LIPPOLD, REDFEARN y VUČO<sup>V</sup> (1958)

describen una "transición" en la respuesta de los husos musculares desde un tipo de receptor sensible al desplazamiento hasta un tipo sensible a la velocidad, en base a la medición del desfase entre el estiramiento y el punto medio de la descarga. En el caso particular del tibial anterior del gato espinal y con una amplitud de estiramiento de 2,5 mm. el ángulo de fase así medido alcanza los 90° y se mantiene prácticamente en ese valor a partir de una frecuencia de estiramiento de 4 Hz. La mínima fase obtenida es del orden de 50° para una frecuencia de estiramiento entre 1 y 2 Hz.

Aunque el rango de frecuencia de estimulación estudiado en este caso es de tan sólo una década y no se dispone de datos referentes a la variación de amplitud de la sa lida y supuesto que el sistema en consideración fuese de fase míni ma una función de transferencia que podría explicar la curva de án gulo de fase versus frecuencia sería :

$$G(s) = (1 + \tau p)$$

con  $\tau = 1/\omega_c$ , siendo  $\omega_c$  la frecuen

cia de corte (aquella para el que el desfase es de  $45^\circ$ ). Aunque, en la actualidad, se sabe que el sistema es de fase no mínima y por lo tanto no existe correspondencia biunívoca entre la variación del ángulo de fase y la de la ganancia versus frecuencia de estimulación y, además, que la amplitud de estímulo cae fuera de la zona de no linealidad a lo largo de la exposición de los resultados de análisis más precisos y recientes se podrá comprobar como la función deducida a partir de los anteriores se corresponde bastante bien con lo que actualmente se sabe.

STUART, OTT, ISHIKAWA y ELDRED (1965)

también publicaron datos a partir de los cuales es posible deducir algunos caracteres de la función de transferencia, estos autores trabajando en el gastrocnemio de gato y en un estudio más completo en cuanto al tipo de fibras registradas que incluían no sólo terminaciones primarias, sino secundarias y fibras procedentes de los órganos tendinosos, aunque con un margen de frecuencias de estiramiento también de una década y un rango de amplitudes de 3 a 5 mm. encuentran resultados cualitativamente semejantes en la variación del ángulo de fase respecto a frecuencia, cuando determinan este mediante la situación del centro de la descarga, o bien de acuerdo con la posición del menor de los intervalos entre potenciales respecto al máximo del estiramiento. Aunque la expresión de sus resultados difiere un tanto al considerar como un desfase de  $180^\circ$  lo que habitualmente se interpreta como de  $0^\circ$ , el resultado final es un avance de fase entre la descarga del receptor y el estiramiento de forma que a altas frecuencias esta es de  $90^\circ$ .

Como el máximo de la derivada de una función seno está, precisamente, en 90° de avance de fase respecto de la función se comprende la explicación de ambos grupos de autores en el sentido de considerar un cambio en la sensibilidad del receptor desde un transductor de desplazamiento a un transductor de velocidad.

El interés adicional del trabajo de los últimos autores reside en el hecho de encontrar prácticamente el mismo tipo de respuesta para los tres tipos de fibras investigadas. Dejando aparte la dificultad de explicar los hallazgos, en base a la estructura del receptor, en el caso de las fibras de tipo Ia y Ib, dada la diferencia morfológica entre el huso muscular y el órgano tendinoso, sorprende el avance de fase encontrado para las fibras de tipo II, cuando ante la estimulación en rampa no parecen presentar una marcada sensibilidad a la velocidad. En lo que se refiere a este aspecto de la respuesta los resultados son interpretados en el sentido de una posible intervención de la tensión pasiva generada en el músculo ante el estiramiento. La interpretación se basa en el desfase de las terminaciones secundarias, que suele ser de 20 a 30° menor que el de las primarias y en una mayor relación entre la respuesta de las fibras primarias y el curso temporal de la tensión generada en el músculo. En cualquier caso el menor desfase no podría ser atribuido al retraso de conducción a causa de la menor velocidad de conducción de las fibras tipo II respecto de las tipo I.



ANDERSSON y LENNERSTRAND (1966) son los primeros autores que se plantean el análisis en frecuencia de los husos musculares y presentan en el Primer Simposio Nobel un trabajo en el que intentan el análisis dinámico de los husos musculares. Estudian un rango de frecuencia entre  $1/32$  y 2 Hz., con amplitudes de estiramiento de 1 a 2 mm., desistiendo de llevar a cabo el análisis propuesto al encontrar que los resultados obtenidos probaban que se trataba de un sistema no lineal. Los citados autores no llevaron su análisis más lejos, limitándose a esa comprobación y repitiendo las conclusiones obtenidas en la discusión que siguió a la Conferencia sobre Análisis de Sistemas en Neurofisiología en Brainerd (Minnesota) (ANDERSSON y LENNERSTRAND, 1969) señalando de paso la posibilidad de que se pueda obtener algún resultado mediante la estimulación periódica en forma de rampas en vez de con el método habitual de la estimulación sinusoidal.

Mientras tanto, se profundizaba en el conocimiento de la respuesta de los receptores musculares a la vibración (BROWN, ENGBERG y MATTHEWS, 1968) con frecuencias del orden de 100 a 500 Hz. y, lo que resultó más importante, con una amplitud entre las 10 y las 125 micras. Las terminaciones primarias se revelaron extraordinariamente sensibles ante este tipo de estímulo, de acuerdo con los resultados previamente publicados (BIANCONI y van der MEULEN, 1963), la sensibilidad se incrementaba con el estímulo fusimotor y cuando la vibración se aplicaba de forma longitudinal

al músculo, se observaba una sensibilidad mucho menor para las terminaciones secundarias y órganos tendinosos en comparación con las terminaciones primarias. El resultado inducía a suponer como un estímulo altamente específico para la obtención del reflejo de estiramiento la vibración longitudinal del músculo (MATTHEWS, 1967), pero desde el punto de vista que nos ocupa la parte más interesante del trabajo reside en la evidencia de un bajo umbral de amplitud para desencadenar respuesta en el receptor, lo que permitiría plantear de nuevo el problema de un posible análisis lineal utilizando como entrada estimulación sinusoidal con amplitudes del orden de las decenas de micras, es decir utilizar el recurso de la linealización del sistema mediante la restricción de la amplitud de entrada, procedimiento muy utilizado en ingeniería para el estudio de sistemas no lineales.

En este sentido (MATTHEWS y STEIN, 1968) se señala que, para baja amplitud del desplazamiento, la frecuencia de descarga de las terminaciones primarias varía de forma aproximadamente sinusoidal y la amplitud de la respuesta es proporcional a la amplitud del estímulo siempre que este se mantenga por debajo de las 200 micras para las terminaciones primarias y algo más para las secundarias. Se cumplen así dos de las condiciones necesarias para poder considerar al sistema como lineal y justificar la utilización del análisis armónico. De esta forma se podía obviar la objeción de ANDERSSON y LENNERSTRAND utilizando un rango de amplitudes que aunque no es precisamente el fisiológico, al menos permi-

tiría una caracterización cuantitativa del receptor de indudable in terés.

En los años 68, 69 y 70 se publican los primeros resultados completos acerca de la función de transferencia de los receptores al estiramiento muscular (POPPELE y TERZUOLO, 1968; MATTHEWS y STEIN, 1969 (c); POPPELE y BOWMAN, 1969; ROSENTHAL, McKEAN, ROBERTS y TERZUOLO, 1969; MATTHEWS y STEIN, 1969 (a); POPPELE y BOWMAN, 1970 y ROSENTHAL, McKEAN, ROBERTS y TERZUOLO, 1970).

El trabajo más completo desde el punto de vista de integración funcional de los resultados obtenidos en el conocimiento del reflejo de estiramiento es el del equipo de ROSENTHAL y colaboradores en que se estudia no sólo la respuesta aferente sino cada uno de los componentes del arco reflejo. La experimentación se llevó a cabo en el gato "in situ" y en lo que res pecta al análisis de los receptores sólo se presentan resultados concernientes a terminaciones primarias y órganos tendinosos en el triceps sural. Un dato interesante presentado en el trabajo se refie re al incremento en el margen de linealidad de las terminaciones primarias en presencia de estimulación fusimotora, incremento que se extiende hasta las 1500 micras, frente a un rango de 75 micras de amplitud en ausencia de esta.

Como era de esperar, la representa ción del ángulo de fase frente a frecuencia de estimulación mues-

tra un incremento de este para las frecuencias altas (rango utilizado 0,4 a 20 Hz.) que desde valores de unos 40° pasa a ser de hasta 135°, así pues, para bajas frecuencias los resultados se acomodan bastante bien a los datos anteriormente discutidos, pese a las diferencias en el método de medida y estimulación. No ocurre lo mismo en el caso de las altas frecuencias. Una posible explicación a esta discordancia podría encontrarse en las diferencias en la situación y transmisión del estímulo a los receptores al tratarse de músculos distintos, sin embargo dada la coincidencia de resultados entre el gastrocnemio y el tibial anterior, también podría pensarse en un efecto debido a la estimulación fusimotora en el sentido de un posible incremento de la sensibilidad a la aceleración que tendería a incrementar el avance de fase a altas frecuencias hasta los 180°.

A causa de la similitud en el planteamiento experimental conviene discutir inmediatamente los resultados de MATTHEWS y STEIN (1969 (a) y (c)). El trabajo se llevó a cabo mediante estimulación sinusoidal del músculo sóleo del gato descerebrado y con raíces anteriores intactas (por lo tanto con actividad fusimotora incrementada) y tomando un rango de frecuencia de estimulación de cuatro décadas a partir de los 0,03 Hz. La amplitud de estimulación se mantuvo en el rango de linealidad previamente determinado y como dato interesante además del estudio de las terminaciones primarias se presentan resultados acerca del comportamiento de las secundarias.

Puesto que los resultados anterio-

res permitían suponer una frecuencia de corte situada alrededor de un valor de 1 a 2 Hz. el rango utilizado en este trabajo presenta el indudable interés de extenderse casi dos décadas por arriba y abajo de la frecuencia de corte esperada, incrementándose así la generalidad de los resultados. En lo referente al problema de la determinación del rango de linealidad de la descarga, se encuentra que este es considerablemente mayor para las terminaciones secundarias que para las primarias de forma que a frecuencias de hasta 3 Hz. para las primeras es apropiada una amplitud de estiramiento de 500 micras, mientras que para las segundas lo sería de tan sólo 50 micras y a frecuencias de 100-300 Hz. el rango disminuiría a 10 y 1 micra respectivamente. Otro dato interesante es que parece que la longitud del músculo altera muy poco las características de la respuesta ante el estiramiento sinusoidal.

Respecto a las características de la curva de ganancia versus frecuencia de estimulación en las terminaciones primarias, los resultados coinciden (en la zona en que se solapan los rangos de frecuencia con los de los otros autores) con los ya discutidos, repitiendo, básicamente, el hecho de un gran incremento de la sensibilidad a partir de la frecuencia de 1 Hz. aproximadamente. Dicho aumento se mantiene con unas características que se discutirán más adelante para las altas frecuencias de estimulación que aparecen por vez primera en la literatura en este trabajo. En cuanto a los datos relativos a las terminaciones secundarias, aparte de los citados más arriba, sorprende a los autores la similitud cua

litativa con las terminaciones primarias, de forma que la sensibilidad presenta un incremento parecido a partir, también, de la frecuencia de 1 Hz. Este resultado era inesperado pues viene a indicar que ante la estimulación sinusoidal y aparte de un factor de corrección para la ganancia absoluta el tipo de función realizado por el receptor es el mismo para ambos tipos de terminaciones (en realidad esta conclusión se podía deducir perfectamente de los resultados de STUART y colaboradores).

En lo que respecta a los datos referentes al desfase, existe mayor variabilidad, aunque con la tendencia general de existir un avance de fase del orden de  $30^\circ$  a bajas frecuencias, y para ambos tipos de terminaciones, y también el que los valores relativos a terminaciones primarias superarán a los de las terminaciones secundarias a altas frecuencias.

Los autores proponen como función de transferencia para ambos tipos de terminaciones una de la forma

$$G(s) = K (1 + \tau s)$$

con un valor de frecuencia de corte de 1,5 Hz. ( $\tau = 0,106$  seg.). Es de notar la identidad con la que habíamos deducido a partir de los datos de LIPPOLD y cols. publicados diez años antes de este trabajo.

Aunque una función de este tipo

explicaría bastante bien los resultados encontrados para ambos tipos de terminaciones hasta frecuencias de 10 Hz., en lo que respecta a ganancia, para explicar los datos a frecuencias más altas y las correspondientes diferencias encontradas en el ángulo de fase entre terminaciones primarias y secundarias, nos parece, más oportuno, proponer una función del tipo:

$$G(s) = K (1 + \tau s) (1 + \tau' s)$$

para las terminaciones primarias, y otra, de la forma:

$$G(s) = K' (1 + \tau s)$$

para las terminaciones secundarias.

El primer cero de ambas funciones correspondería a una frecuencia de corte en la zona de 1 Hz., mientras que el segundo cero de la función propuesta para las terminaciones primarias correspondería a una frecuencia de corte una década mayor. El valor de K se debe situar de forma de obtener una ganancia a bajas frecuencias de 40 db., mientras que el de K' correspondería a 15 db. En las mismas condiciones, lográndose así como valor de la sensibilidad a bajas frecuencias resultados de 100 impulsos por segundo por milímetro para las terminaciones primarias y de 5 impulsos por segundo por milímetro para las secundarias.

Todos los trabajos reseñados hasta aquí se realizaron en vivo, con distintos niveles de anestesia y de descarga fusimotora, dependiendo del diseño experimental planteado.

En esta situación se dejaba sentir la necesidad de estudiar los resultados "in vitro" en un diseño que permitiría un mejor control de las condiciones experimentales y en particular evitar los efectos farmacológicos de la anestesia y la inmovilización y los debidos al nivel fusimotor incrementado, aparte de permitir una mayor posibilidad de variación de algunas condiciones experimentales como temperatura etc. En este sentido sólo se encuentra en la literatura la referencia al trabajo de POPPELE y BOWMAN (1969, 1970).

La experimentación se llevó a cabo con el músculo tenuissimus del gato y entre los resultados a destacar figura la respuesta en tensión pasiva desarrollada ante el estímulo demostrando para el rango de frecuencias estudiado que el comportamiento del fragmento de músculo aislado es equivalente al de un elemento puramente elástico.

Respecto a los resultados del análisis del receptor y aunque no se realizó la determinación acerca del tipo de cada fibra investigada mediante su velocidad de conducción, se describen dos funciones de transferencia prácticamente idénticas para terminaciones primarias y secundarias, con la excepción de un término que explicaría la variación de respuesta encontrada ante la temperatura, sólomente en el caso de las terminaciones primarias y un término añadido para explicar las características de adaptación lenta de estas. Las razones para presentar una función de transferencia que consta de más de cinco términos son discutidas por los autores.



res en base a una compartimentalización "a priori" de la función del receptor. Evidentemente, el ajuste con los datos experimentales mejora en función del número de términos introducidos y naturalmente podría llegar a ser perfecto incrementando el número de estos, sin embargo, en nuestra opinión creemos de mayor interés no perder el carácter de generalización acerca de la función del receptor que da una función como la que hemos visto más arriba y que conviene elegir entre la pérdida de precisión respecto a los datos particulares de un determinado diseño experimental y la posibilidad de explicar, aceptablemente, los resultados de los varios autores que han investigado el problema.

### C A P I T U L O     I I I

#### RESUMEN GENERAL DEL ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTOS ACERCA DE LA FUNCION DE TRANSFERENCIA DE LOS HUSOS MUSCULARES.

Los trabajos que se acaban de presentar permiten esbozar las líneas generales de los conocimientos acerca de la funcion de transferencia de los husos musculares y a partir de ellos presentar los objetivos de nuestro trabajo. Los pun

tos que consideramos de mayor interés son:

1.- El método de linearización de la respuesta utilizado para el abordaje con los métodos del análisis lineal por todos los autores que se han planteado el problema de la función de transferencia de los receptores al estiramiento ha sido la disminución de la amplitud del estímulo considerado como entrada al sistema. Mediante este método el trabajo conduce a estudiar la respuesta a estiramientos sinusoidales cuya amplitud, en general, no ha sobrepasado algunas decenas de micras y por lo tanto no permite conclusiones cuando el estímulo se encuentra dentro de rangos más de acuerdo con lo que ocurre en condiciones fisiológicas en el organismo.

2.- En los trabajos realizados, tan sólo uno de ellos se plantea de forma directa la influencia que pueda tener la tensión pasiva en las características de la descarga y en particular en las no linealidades encontradas.

3.- El rango de frecuencias de estimulación utilizadas incluye lo que se podría considerar rango fisiológico, pero mientras que en la zona de altas frecuencias se supera ampliamente el límite en la de bajas frecuencias es posible que se necesiten valores inferiores para establecer más definitivamente las características del sistema.

4.- Pese a lo que resultados previos inducían a suponer la respuesta de las terminaciones primarias y secundarias, para frecuencias de

estimulación por debajo de los 10 Hz., son cualitativamente idénticas revelando ambas la existencia de un sistema de control proporcional y diferencial, con una frecuencia de corte situada alrededor de 1 Hz.

5.- Para frecuencias superiores a los 10 Hz. la respuesta de las terminaciones primarias y secundarias se diferencia en el sentido de permitir la introducción de una segunda diferencial en la ecuación del sistema, y por lo tanto un componente de respuesta a la aceleración de forma más o menos clara. Otra posible diferencia entre terminaciones primarias y secundarias, también a discutir, sería la modificación de la respuesta de las primeras con la variación de la temperatura.

6.- Para ambos tipos de fibras el sistema presenta características de fase no mínima con un avance de fase del orden de 20 a 30° incluso a las frecuencias de estimulación más bajas.

## C A P I T U L O    I V

### OBJETIVOS PROPUESTOS Y PLAN

#### GENERAL DEL TRABAJO.

El objetivo fundamental que nos hemos propuesto ha sido el intentar ampliar los datos disponibles al rango de variaciones fisiológicas del movimiento. En efecto, y como ha sido repetidamente señalado, la respuesta no lineal de los receptores para amplitudes de estiramiento del orden del milímetro o más ha impedido, hasta ahora, un análisis en frecuencia en este rango. Así

la principal ventaja del método, es decir su aplicación para la obtención del tipo de respuesta ante cualquier tipo de estímulo se ha perdido y los conocimientos obtenidos sólo son válidos para un, excesivamente, restringido, rango de estímulos. El planteamiento pues que nos hemos hecho ha sido el estudio de la respuesta en frecuencia de los husos musculares ante variaciones de la longitud muscular en el rango de los milímetros. En segundo lugar nos interesaba realizar el estudio sobre el receptor desprovisto de control central y situado en un medio libre de influencias farmacológicas o de otra índole cualquiera.

Mientras que el segundo de los objetivos era fácilmente obtenible eligiendo una preparación "in vitro" aceptablemente viable, el primero presentaba más dificultades. En efecto si renunciábamos de antemano al procedimiento de linearización usual era necesario estudiar algún procedimiento que diese un resultado semejante. En este sentido se plantearon y se han llevado a cabo tres posibles vías de abordaje.

En primer lugar y puesto que los datos previos mostraban un comportamiento similar para las terminaciones primarias y secundarias se planteó la posibilidad de incrementar el rango de linealidad simplemente tomando como salida del sistema en vez de la actividad de una fibra particular de un huso particular, la actividad global registrada en el nervio del músculo en la suposición de que el reclutamiento de unidades aumentase el

rango de linealidad en el flujo total de información que se transmite por el nervio.

En segundo lugar se postula la posibilidad de que puesto que el estiramiento del músculo estimula a los receptores debido a la génesis de tensión pasiva en las porciones polares que provocaría la deformación del huso y puesto que existen datos contradictorios acerca de que la génesis de tensión siga linealmente al estiramiento se ha estudiado la respuesta de los receptores desde el doble punto de vista de considerar como entrada del sistema no sólo el estiramiento sino también la tensión pasiva generada al estirar el músculo.

En tercer lugar se ha abordado la respuesta del sistema mediante una aproximación al estudio de los sistemas no lineales basada en el primer armónico para obtener una respuesta que debe consistir en una familia de curvas dependientes de las características de la entrada en lugar de ser independiente y única como en el caso de los sistemas lineales.

En resumen el planteamiento experimental que hemos planteado ha sido:

A) Análisis "in vitro" de la respuesta en frecuencia de los husos musculares;

1.- Análisis de la respuesta global registrada en el nervio ante variaciones sinusoidales de la longitud

gitud muscular de frecuencia variable a amplitudes del orden del milímetro.

2.- Análisis de la respuesta ante las variaciones de la tensión pasiva generada por el estiramiento con las características señaladas anteriormente.

3.- Análisis no lineal mediante la aproximación del primer armónico.

B) Síntesis de una función de transferencia que explique suficientemente las características funcionales del receptor en el margen de trabajo señalado.



SECCION CUARTA

MATERIAL Y METODOS

PRIMERA PARTE

MATERIAL Y METODOS EXPERIMENTALES

## C A P I T U L O   I

### ELECCION DE LA PREPARACION.

Estudiar las características de transducción de los receptores al estiramiento requiere que esté bajo control del investigador cualquier factor que pueda alterar o modificar dichas características y que no sea el estímulo específico del receptor, en nuestro caso, las variaciones de longitud del músculo. En el animal íntegro, el nivel de anestesia y de relajantes musculares puede alterar dichas características con riesgo de falsear los resultados obtenidos. Pero es que en el animal decerebrado, preparación que obvia los inconvenientes de la anestesia,

existe una manifiesta hiperactividad del sistema gamma que, como se ha visto en extenso en la sección de introducción al controlar la sensibilidad de los husos musculares invalida dicha preparación para el estudio de las características intrínsecas de estos.

Estas consideraciones nos condujeron a realizar un estudio "in vitro" con el cual evitamos el sistema de control de los husos y otra serie de problemas referentes a las condiciones capaces de modificar el funcionamiento de los husos musculares naturalmente, siempre que seamos capaces de proporcionar a la preparación neuromuscular objeto del estudio unas condiciones ambientales que la mantengan viable a lo largo del experimento. Para lograr esto es de gran importancia elegir una preparación que por sus características de tamaño y sobre todo espesor del tejido sea capaz de sobrevivir en el seno de una solución de composición química y caracteres físicos adecuados.

El músculo tenuissimus del gato cumple estas condiciones puesto que no es más que una delgada tira de tejido muscular de una anchura no mayor de 3 o 4 milímetros y con una longitud de alrededor de 100 milímetros.

Utilizando dicho músculo y el sistema de mantenimiento de la preparación que describimos más adelante se consigue mantener a esta viable por espacio de varias horas, via

bilidad que era testeada a lo largo del experimento observando la respuesta contráctil del músculo ante la estimulación eléctrica directa y a través del nervio; así como por los caracteres de la actividad registrada en el nervio ante estiramientos patrón.

## C A P I T U L O   I I

### TECNICA   QUIRURGICA

Han sido utilizados gatos adultos de ambos sexos, cuyo peso oscilaba entre 2.000 y 3.500 gramos. El número de animales utilizados ha sido de 45.

## 1.- ANESTESIA

Los animales han sido sistemáticamente anestesiados mediante pento-barbital sódico (etil-(1-metilbutil)-barbiturato sódico) por vía intraperitoneal.

La dosis utilizada era de 30 miligramos por kilogramo de peso del animal. Se inyectaba en forma de solución con una concentración de  $30 \text{ mg./cm}^3$  preparada a partir de ampollas estériles de una concentración de  $60 \text{ mg./cm}^3$  mediante dilución en solución salina al 9 por mil.

Habitualmente era necesaria una segunda dosis que permitía finalizar cómodamente las maniobras quirúrgicas. Si era necesario se mantenía el nivel de anestesia por vía endovenosa.

## 2.- DISECCION

La sujeción del animal se realizaba en una mesa Palmer procediéndose inicialmente a la canulación de la tráquea y de la vena femoral mediante cánulas adecuadas.

El músculo tenuissimus se origina a nivel de la apófisis transversa de la segunda vértebra caudal, acabando a nivel de la parte media de la aponeurosis de la pata y disponiéndose en un trayecto paralelo al eje del miembro y situado debajo del músculo biceps femoral y lateral y algo por debajo del nervio ciático.

Para la disección se fijaba al animal de forma que el miembro contralateral quedase en extensión forzada siguiendo el eje del cuerpo y el miembro objeto de la operación también en extensión pero además en adducción y flexión ventral respecto al eje corporal.

La disección se inicia mediante una incisión en piel desde el trocánter hasta el tercio inferior de la parte posterior de la pata que se prolonga hacia atrás en su comienzo hasta la línea media posterior del tronco.

Se continúa mediante una incisión



entre la inserción proximal del biceps femoral y la fascia lata, siguiendo el eje del fémur hasta la rodilla que se prolonga hacia adelante y abajo hasta el tercio inferior de la pata. Se retrae el biceps y se pone al descubierto el paquete vascular poplíteo, liberando la grasa poplíteo. Se desinserta distalmente el músculo caudo femoral y se retrae apareciendo el extremo proximal del músculo tenuissimus que se liga.

Se procede entonces a aislar y ligar el extremo distal del músculo y a liberar este de la fina apone urosis que lo une al biceps, cuidando de mantener el aporte sangui neo y de no traumatizar la zona de salida del nervio del tenuissi mus que es rama directa del ciático.

Finalmente se procede a medir "in situ" la longitud del músculo entre las dos ligaduras, siendo esta longitud la que se toma como origen de referencia en el experimento. Seccionando los dos extremos y el nervio se obtiene la preparación neuromuscular que es trasladada a la cámara donde se llevaran a cabo las maniobras experimentales.

### C A P I T U L O    I I I

#### MANTENIMIENTO DE LA PREPARACION

La preparación neuromuscular obtenida se situaba en una cámara de plástico en el seno de una solución que circulaba de forma continua y cuya composición iónica, pH, temperatura y grado de oxigenación se procuraban mantener en condiciones fisiológicas mediante los procedimientos que se describen a continuación.

## 1.- COMPOSICION IONICA

En todos los experimentos ha sido utilizada una solución de TYRODE para mamífero de la siguiente composición:

ELECTROLITOS		CONCENTRACION
		mM / l.
	NaCl	136,9
	CaCl <sub>2</sub>	2,7
	K Cl	5,4
	MgCl <sub>2</sub>	1,05
	NaHCO <sub>3</sub>	11,9
	NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	1,78
añadiéndose	Glucosa	11

El pH de la solución resultante es de 7,4, manteniéndose entre 7,35 y 7,45 mediante tamponamiento con TRIS-FOSFATO.

La temperatura de la solución se mantenía a  $37 \pm 0,5$  °C y la solución se mantenía oxigenada mediante burbujeo continuo con una mezcla de oxígeno y carbónico al 95 % y 5 % respectivamente, a una presión de  $75 \times 10^4$  Pascal.

## 2.- CAMARA

La cámara que contenía la solución y en la que se situaba el músculo es un paralelepípedo rectangular de 240 X 150 mm. de base y 40 mm. de altura, con paredes de 5 mm. de espesor y cuya capacidad es de 1440 cm<sup>3</sup>.

Como muestra la figura 4.1 consta de dos compartimentos A y B separados mediante una pared perforada con objeto de que el movimiento provocado por el burbujeo en el primer compartimento resulte atenuado todo lo posible en el segundo que es en el que se colocaba el músculo.

El líquido circula en la cámara entrando por E en el primer compartimento y abandonándola por S siendo oxigenado por la entrada de gas situada en G.

La circulación de líquido y el mantenimiento de la temperatura y oxigenación se realizaba gracias al circuito que muestra la figura 4.2.

El líquido que abandona la cámara pasa por el serpentín A situado en el baño termostato B, provisto de una resistencia C, un agitador eléctrico D y un termostato E graduado de forma que la temperatura de la cámara, controlada mediante

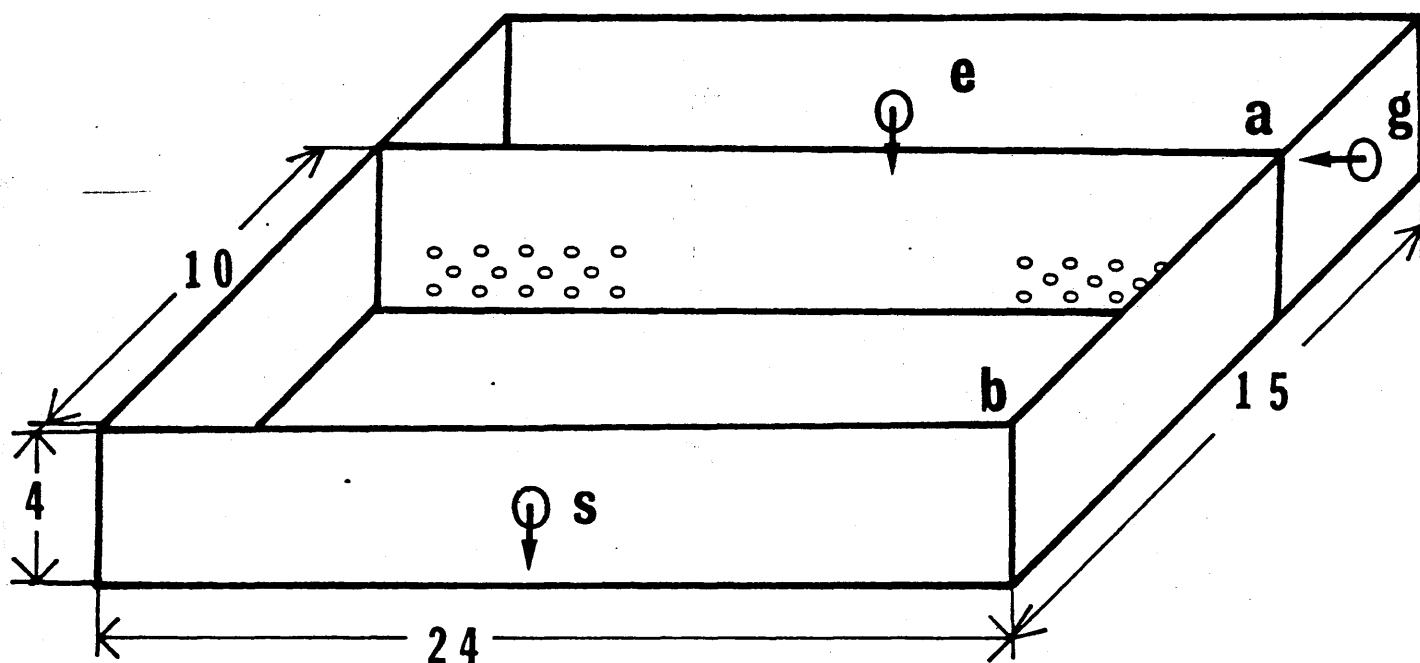


FIGURA 4.1. ESQUEMA DE LA CAMARA UTILIZADA PARA LA PREPARACION

Las cifras corresponden a las medidas de la cámara  
en centímetros. Véase explicación en el texto.

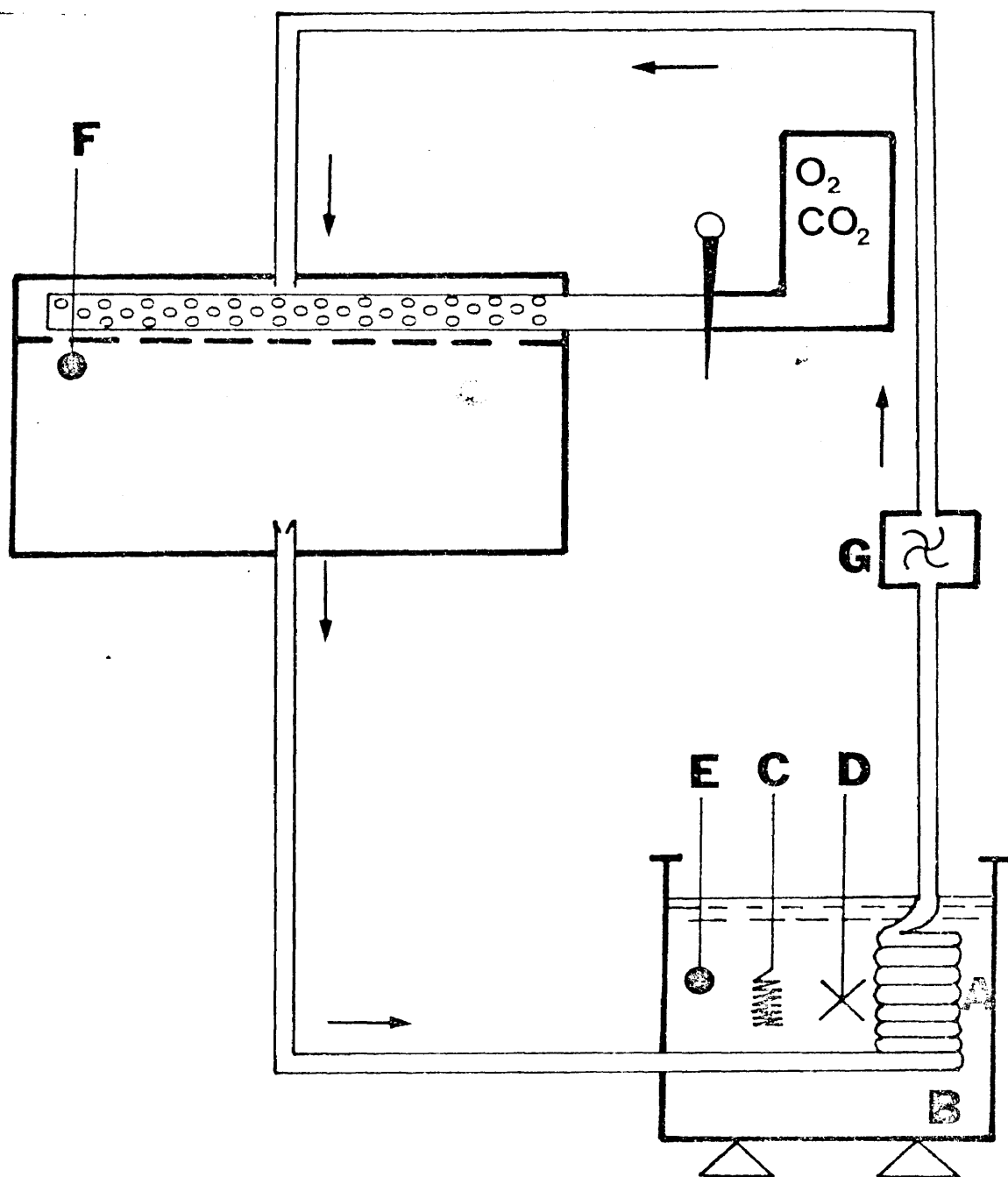


FIGURA 4.2. ESQUEMA DEL CIRCUITO UTILIZADO PARA LA CIRCULACION DE LIQUIDO Y MANTENIMIENTO DE LA TEMPERATURA EN LA CAMARA.

Véase explicación en el texto.

el termómetro F, se mantenga dentro de los límites fijados y siendo impulsado de nuevo hasta la cámara por medio de la bomba centrífuga G, capaz de mantener un flujo de  $200 \text{ cm}^3 / \text{min.}$

Para las conexiones de los distintos elementos del sistema se ha utilizado tubo de silicona de 8 mm. de diámetro interior y 2 mm. de espesor de pared.

La capacidad total del sistema es de  $1.600 \text{ cm}^3$ , utilizandose en cada experimento  $1.000 \text{ cm}^3$  de solución a los que se añadían  $200 \text{ cm}^3$  de aceite mineral, en el seno del cual se situaba el extremo seccionado del músculo en el momento de registrar la actividad eléctrica.

## C A P I T U L O    I V

### TECNICAS DE ESTIMULACION

El músculo se fijaba por uno de sus extremos a un transductor de tensión y por el otro a un sistema capaz de provocar variaciones de longitud y que inicialmente se situaba de forma que la longitud del músculo coincidiese con la medida "in situ" antes de extirparlo del animal. Las técnicas de estimulación han sido de dos tipos mecánico y eléctrico, el primero con el objeto del análisis de la respuesta de los husos musculares, el segundo utilizado fundamentalmente para comprobar la respuesta de los receptores a la contracción y para comprobar la viabilidad de la preparación a lo largo del experimento.



## 1.- ESTIMULACION MECANICA

El procedimiento más habitual de estimulación ha sido el estiramiento sinusoidal del músculo para lo cual se ha utilizado el procedimiento esquematizado en la figura 4.3.

El movimiento rotatorio originado por el motor (a) capaz de girar con una velocidad de hasta 40 Hz. regulada electrónicamente por el sistema (b), era transformado en vaivén mediante la biela (c), consiguiéndose inicialmente un movimiento sinusoidal de una amplitud de 5 mm. La amplitud final del desplazamiento viene determinada por la distancia (d-e) en la barra (f) con un punto de giro en (g), distancia regulable mediante un sistema de tornillo sin fin del que está provisto el soporte (h). El movimiento originado es transmitido hasta el punto (i) por medio de la fina varilla (j) que se desliza en el interior del tubo flexible (k) y en cuyo extremo se sitúa el transductor de longitud uniéndose el músculo a la rama en T (l) del vástago que lo forma.

Mediante este sistema es posible obtener variaciones de la longitud del músculo que cubren un margen de 0,1 a 1,5 mm. y un rango de frecuencia desde 1 hasta 40 Hz. Para frecuencias de estimulación inferiores, desde 0,01 hasta 1 Hz. se modificaba la velocidad mediante un sistema de engranajes. En conjunto se ha dispuesto de un rango de frecuencias de casi cuatro décadas en escala logarítmica.

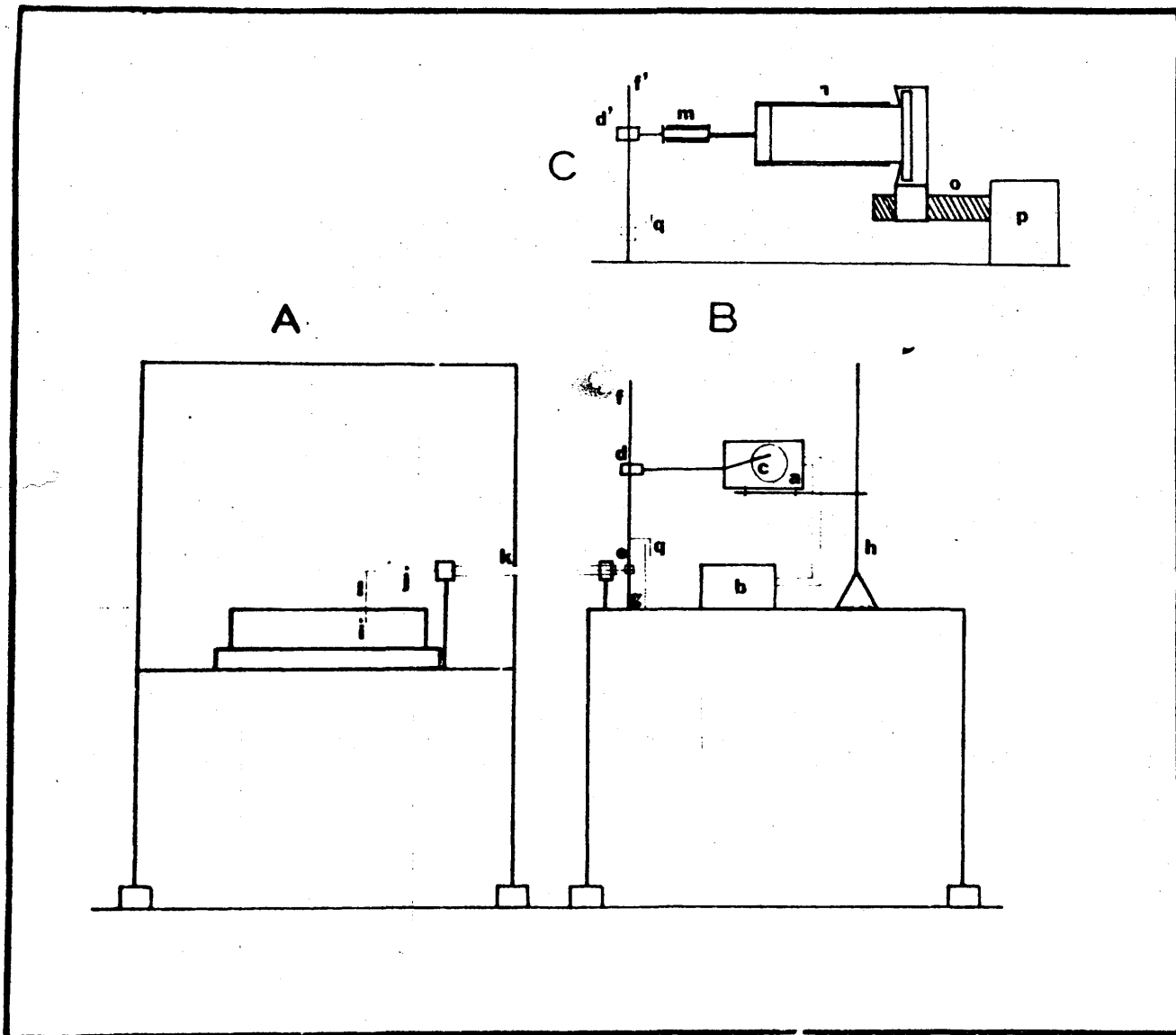


FIGURA 4.3. ESQUEMA DEL DISPOSITIVO UTILIZADO PARA LA ESTIMULACION MECANICA.

A.- Cámara de Faraday y preparación. B.- Sistema para la estimulación sinusoidal. C.- Sistema para la estimulación en rampa.  
Véase explicación en el texto.

El otro tipo de estímulo mecánico utilizado han sido rampas de pendiente variable obtenidas bien manualmente mediante un tornillo micrométrico unido al transductor de longitud, o bien mediante el sistema hidráulico esquematizado, asimismo, en la figura 4.3. El sistema se diferencia del ya descrito únicamente en que el movimiento que se transmitía en (d) a la barra (f) se producía mediante el deslizamiento del émbolo de la jeringa (m) conectada en serie con la jeringa (n) que forma parte de una bomba de infusión continua Harvard y que se realiza por medio del tornillo sin fin (o) movido por un motor (p) de velocidad regulable mediante un sistema de engranajes. Mediante este procedimiento es posible graduar la pendiente de las rampas de estimulación entre  $3 \times 10^{-4}$  mm./s. y 4 mm./s.

En cualquiera de los dos casos de estímulo mecánico el contacto (q) permite obtener una señal en forma de pulso rectangular que es utilizada para las determinaciones de sincronización y desfase en el análisis de resultados.

## 2.- ESTIMULACION ELECTRICA

El estímulo eléctrico se ha utilizado a fin de conseguir la contracción muscular bien estimulando directamente al músculo bien estimulando a través del tronco nervioso.

Para ello se han utilizado electrodos bipolares de acero a través de los cuales se libraban estímulos en forma de pulsos rectangulares de amplitud, duración y frecuencia graduables. En general se han utilizado pulsos de una duración de 0,5 a 1 ms. graduándose la intensidad de estimulación hasta conseguir una sacudida máxima en el músculo.

El estimulador ha sido diseñado y construido en el departamento y se utilizaba conectado a un sistema de aislamiento mediante un Isolator ISA.

## C A P I T U L O   V

### TECNICAS DE REGISTRO

A lo largo del experimento se registraba simultáneamente el estiramiento provocado en el músculo, la tensión pasiva desarrollada por este y la actividad eléctrica en el nervio bien de forma global o bien, mediante disección del tronco nervioso, de unidades aisladas. A todo ello se añadía la señal de sincronización que se utilizaría como origen de tiempos de análisis.

## 1.- REGISTRO DE ESTIRAMIENTO Y TENSION.

El estiramiento al que era sometido el músculo se registraba en forma de variación eléctrica mediante un transductor de desplazamiento de Hewlett Packard, Sanborn modelo 7DCDT.050 con un rango de medida  $\pm 0,05$  pulgadas (1,270 mm.) con un factor de escala de 30 voltios por pulgada (1,18 V por mm.) El error de linealidad es menor que el 0,5 % de la escala completa y la respuesta en frecuencia plana hasta los 350 Hz.

La tensión pasiva generada en el músculo se registraba en serie fijando el extremo inmóvil del músculo a un transductor isométrico Hewlett Packard modelo Sanborn FTA-10, conectado a un amplificador Hewlett Packard también Sanborn 350-1.100 C. El rango de medida de dicho transductor es de  $\pm 10$  gr. siendo calibrado de forma que proporcione una señal de 1 voltio por gramo. El error de linealidad es menor del 0,2 % de la carga aplicada, presentando una histéresis del 0,1 % y una respuesta en frecuencia plana hasta los 480 Hz.

## 2.- REGISTRO DE ACTIVIDAD ELECTRICA

La catividad eléctrica generada por los receptores estimulados por el estiramiento es recogida en forma de potenciales de acción por medio de un electrodo bipolar sobre el cual se situaba el nervio siendo situado el conjunto en el seno de aceite mineral.

El electrodo se fabricaba mediante un par de hilos de acero de 0,1 mm. de diámetro y separados 2. mm. registrándose en forma diferencial respecto a un punto de la cámara que se conectaba a tierra.

La señal recogida era amplificada por medio de un amplificador diferencial de Tektronix, tipo 122 alimentado por una fuente de alimentación Tektronix tipo 125.

Habitualmente se trabajaba con una ganancia de amplificación de 1000 X, filtrando el registro a unas frecuencias de corte de 80 Hz., para las bajas, y de 1 KHz. para las altas frecuencias. En estas condiciones el nivel de ruido basal era del orden de 20 microvoltios o menos con una señal de 50 a 200 microvoltios.

La cámara con la preparación, electrodos de registro y transductores se situaba en un tablero metá-

lico tipo Lloyd, en el interior de una jaula de Faraday que apantallaba el sistema de registro respecto a señales eléctricas indeseables.

Han sido utilizados y analizados dos tipos de registros, en primer lugar la actividad global registrada en el nervio íntegro y con la cual se obtiene el conjunto de descargas correspondiente a los receptores "funcionantes" en séntido eléctrico. En segundo lugar la actividad unitaria obtenida tras la disección del nervio en finos filamentos conseguida con ayuda de un espejo de rinoscopía del 00, sobre el cual se apoya el nervio y disecando con pinzas de relojero trabajando a 8-80 aumentos por medio de una lupa. De esta forma es posible obtener filamentos, hasta encontrar uno en que por las características de la descarga se pueda asegurar que se trata de la actividad de una fibra nerviosa única. El criterio utilizado para ello se basa en la uniformidad de la amplitud de la descarga registrada.

Las señales obtenidas a partir de los transductores de tensión y longitud, junto con la señal de sincronización eran visualizadas de forma contínua durante el experimento por medio de la unidad de cuatro canales tipo 3A74 de un osciloscopio modelo 565 de Tektronix, mientras que el registro de actividad nerviosa lo era mediante una unidad diferencial tipo 3A3 del mismo osciloscopio.



### 3.- ALMACENAMIENTO DE DATOS

Las señales así obtenidas eran almacenadas de forma permanente mediante una grabadora magnética Sanborn (Hewlett Packard) modelo 3907BX de siete canales, provista de un canal de registro directo que cubre una banda de frecuencia entre 50 y 50,000 Hz y el resto en registro en FM en una banda de 0 a 623,11 Hz.

A partir de la grabación se realizaba el análisis de los resultados experimentales "off line".

El conjunto del dispositivo experimental y de análisis se esquematiza en la figura 4.4. habiéndose dividido en esta en tres partes obtención de datos, tratamiento previo y análisis. Las flechas indican la dirección del flujo de señales, por lo demás la rotulación es suficientemente explícita.

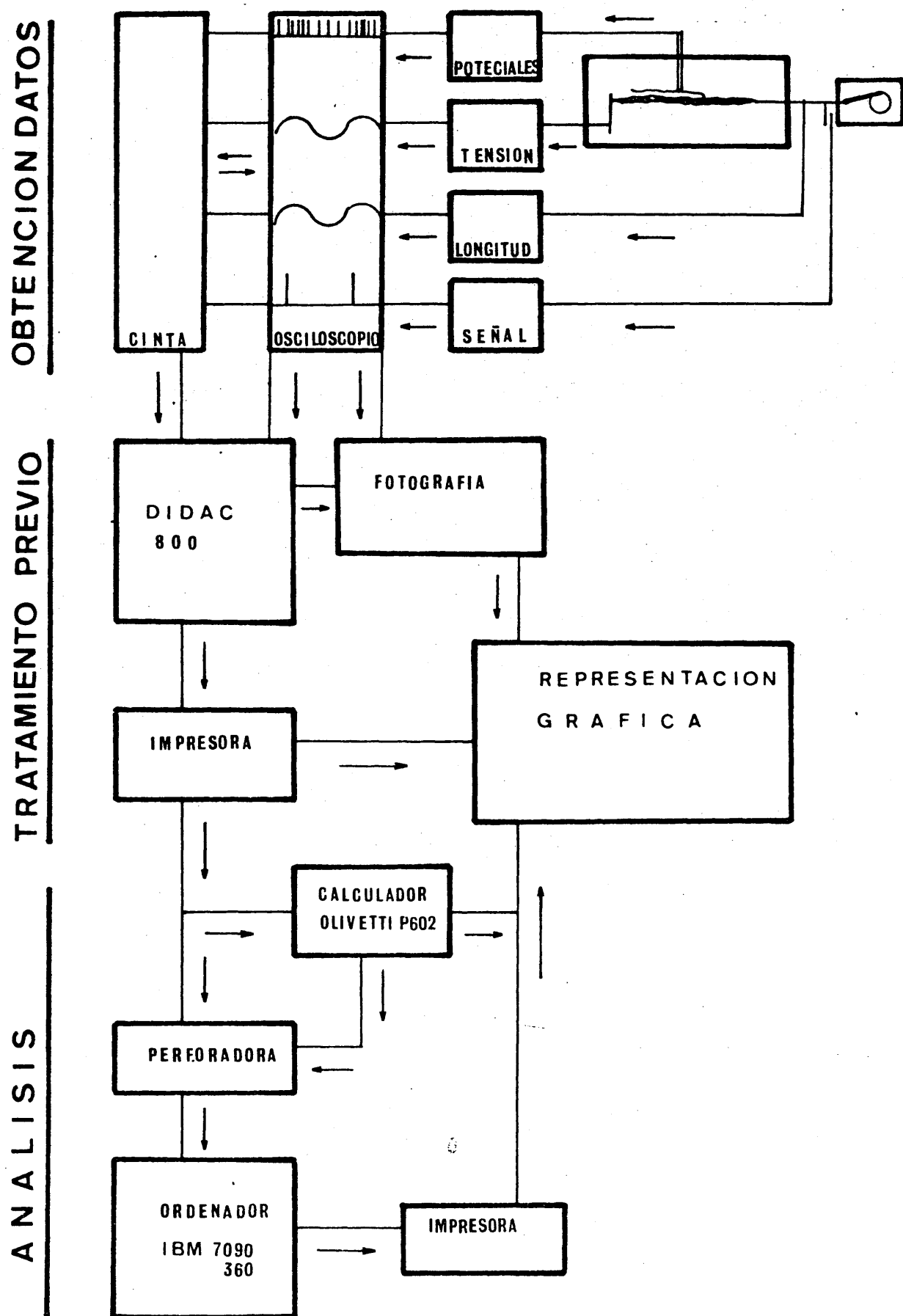


FIGURA 4.4. ESQUEMA DEL DISPOSITIVO GENERAL DE OBTENCION, TRATAMIENTO Y ANALISIS DE DATOS.

## SEGUNDA PARTE

### METODOS DE ANALISIS

## C A P I T U L O   I

### INTRODUCCION

Se desconoce el momento en que el hombre diseñó el primer sistema de regulación automática, generalmente se admite que el primero del que se tienen noticias fué creado por FILON DE BIZANCIO (230 a.de J.C.) en forma de un regulador de nivel para lámparas de aceite. Sin embargo no es hasta el comienzo de la era industrial con la introducción de la máquina de vapor y los reguladores a bolas de POLZUNOV (1765) y WATT (1788) que se dejó sentir la necesidad de disponer de una teoría acerca del análisis de los sistemas de regulación y fueron MAXWELL, VYSHNEGRADSKII y STODOLA (1876) los que sentaron las bases de lo que sería la moderna teoría de control.

Contemporáneamente, BERNARD (1865)

pone los cimientos de la aplicación del método experimental a la medicina y con ella a la fisiología. El desarrollo de esta, seguirá de forma independiente al desarrollo de la teoría del control (LIAPUNOV 1892; NYQUIST, 1932; MIKHAILOV, 1938; BLACK, 1934 y BODE, 1945) hasta la revolución conceptual que supuso para la fisiología la introducción por CANNON (1930) del concepto de homeostasis.

Puesto que la homeostasis llevaba aparejado el concepto de regulación y control se establecía la posibilidad de alguna relación entre la teoría de la regulación de las máquinas y la de la regulación de los seres vivos. Fué WIENER (1948) quien planteó la posibilidad de englobar dentro de la misma ciencia lo que de común tenían los problemas que se le planteaban al físico, al matemático, al ingeniero, al biólogo y al fisiólogo en cuanto todos ellos se relacionaban de alguna manera con el estudio de la Comunicación y el Control. WIENER denominó a la nueva ciencia Cibernética.

Se ponía así a disposición de la fisiología el amplio arsenal de herramientas de estudio que supone la teoría de los sistemas de control, pero, además de un nuevo método de estudio, supone también todo un nuevo concepto acerca de las relaciones entre los sistemas que forman parte del ser vivo en el sentido de integrarlas dentro de una teoría que es común para la máquina y el animal.

La base general del método de estudio de los sistemas de control consiste en reducir el sistema en estudio a una simple "caja negra" de la cual se conocen una o varias variables que se consideran como entradas y que serán transformadas o modificadas por el sistema apareciendo como variables de salida de este, el objetivo del análisis es establecer una ecuación o ecuaciones que relacionen entrada y salida, dicha relación es lo que se conoce como función de transferencia del sistema.

El método de entrada-salida fué aplicado por vez primera en biología por COLE y CURTIS (1939), siendo utilizado para describir el comportamiento de un órgano receptor por primera vez por PRINGLE y WILSON (1952).

El objetivo que intentamos cumplir en las páginas que siguen es resumir los principios básicos del método utilizado por nosotros para el análisis de los receptores musculares realizado.

## C A P I T U L O   I I

### SISTEMAS DE CONTROL

Entendemos por sistema una combinación de componentes que actúan conjuntamente y cumplen un determinado objetivo (A.I.E.E. COMMITTEE, 1951), en su sentido más amplio es cualquier dispositivo sometido a las leyes de la física y caracterizado por determinadas magnitudes.

En lo que sigue consideraremos, en general, sistemas de una variable, es decir aquellos en que nos interesamos por una magnitud particular que denominamos entrada

principal,  $e(t)$ , que corresponde a algún tipo de acción exterior al sistema y que se ejerce sobre él, y una magnitud de salida que caracteriza al sistema,  $s(t)$ ; la aplicación al sistema de las leyes físicas conduce a establecer una cierta relación entre  $e(t)$  y  $s(t)$ . Cualquier otro tipo de magnitud capaz de actuar sobre el sistema y modificar de alguna forma la relación entre  $e(t)$  y  $s(t)$  se denomina perturbación.

Los sistemas se clasifican para su estudio en dos grandes grupos, sistemas lineales y sistemas no lineales. Un sistema físico es lineal si la relación entre entrada y salida es un sistema de ecuaciones diferenciales lineales. Como consecuencia directa de la definición de linealidad los sistemas lineales cumplen el principio de superposición que aunque es una condición necesaria pero no suficiente es el procedimiento habitual de testear la linealidad de un sistema desconocido.

El principio de superposición establece que:

si  $s_1, s_2, \dots, s_n$  son las salidas correspondientes a las entradas

$e_1, e_2, \dots, e_n$  respectivamente,

la salida  $s$  correspondiente a una entrada  $e$  de la forma:

$e = e_1 + e_2 + \dots + e_n$  deberá ser a su vez de la forma:

$s = s_1 + s_2 + \dots + s_n$

En la práctica no existen siste



mas lineales en sentido estricto, sin embargo es posible considerar los como tales dentro de un margen de trabajo suficientemente estrecho como para considerar aceptable el error introducido por la simplificación.

Habitualmente a la condición de ecuación diferencial lineal se suele añadir la de coeficientes constantes que viene a implicar que el sistema es invariante en el tiempo. En lo que sigue trataremos con sistemas de este tipo:

La relación entre la entrada y salida de un sistema lineal invariante en el tiempo viene dada de forma genérica por una ecuación diferencial del tipo:

$$A_n \frac{d^n s(t)}{dt^n} + \dots + A_1 \frac{ds(t)}{dt} + A_0 s(t) =$$

$$= B_m \frac{d^m e(t)}{dt^m} + \dots + B_1 \frac{de(t)}{dt} + B_0 e(t)$$

El análisis del sistema se reduce pues a la resolución de una ecuación de la forma:

$$\begin{array}{c} i=n \\ \hline A \frac{d^i s(t)}{dt^i} \\ \hline i=0 \end{array} = \begin{array}{c} i=m \\ \hline B \frac{d^i e(t)}{dt^i} \\ \hline i=0 \end{array}$$

donde los  $A_i$  y  $B_i$  son coeficientes constantes y se trata de encontrar la solución  $s(t)$  para una entrada  $e(t)$  que es una función conocida del tiempo.

Resolver una ecuación diferencial no homogénea con coeficientes constantes como la anterior supone encontrar una solución completa que consta de dos partes, la función complementaria y la integral particular.

La función complementaria es la solución de la ecuación diferencial homogénea que se obtiene al igualar a cero el segundo miembro de la ecuación diferencial planteada, es decir la solución de:

$$A_n \frac{d^n s(t)}{dt^n} + \dots + A_1 \frac{ds(t)}{dt} + A_0 s(t) = 0$$

ecuación que introduciendo el operador diferencial definido por:

$$D^i s(t) \equiv \frac{d^i}{dt^i} s(t) \quad \text{y tomando factor común puede ser re}$$

escrita en la forma:

$$(A_n D^n + \dots + A_1 D + A_0) s(t)$$

El paréntesis del primer miembro

es un polinomio algebraico en  $D$ , denominado polinomio característico y el resultado de igualar a cero dicho polinomio es lo que se conoce como ecuación característica de la ecuación diferencial homogénea.

El teorema fundamental del álgebra predice que la ecuación característica tendrá  $n$  raíces que, en general, serán de la forma:

$$r_1 \neq r_2 \neq \dots \neq r_i \neq r_{i+1} = \dots \neq r_n$$

y entonces, la primitiva solución de la ecuación diferencial homogénea será de la forma:

$$s(t) = C_1 e^{r_1 t} + C_2 e^{r_2 t} + \dots + C_i e^{r_i t} + C_{i+1} e^{r_{i+1} t} + \dots + C_n e^{r_n t}$$

donde los  $C_i$  son constantes que se determinan a partir de las  $n$  condiciones iniciales

$$s(0) ; \left. D s(t) \right|_{t=0} ; \dots ; \left. D^{n-1} s(t) \right|_{t=0}$$

La función primitiva encontrada es precisamente la llamada función complementaria de la solución completa de la ecuación no homogénea y que en teoría de control es lo que se denomina respuesta libre del sistema.

La segunda parte de la solución completa es la integral particular que corresponde a la solución de la ecuación diferencial que define al sistema cuando todas las condiciones iniciales son idénticas a cero.

El problema en la solución de la ecuación diferencial del sistema surge de que no existe ningún método general para encontrar una integral particular y aunque, en ocasiones es posible encontrarla por simple inspección de la ecuación diferencial o aplicando diversos métodos (variación de parámetros, coeficientes indeterminados, etc.) si la ecuación original es algo complicada la solución puede ser extraordinariamente difícil de encontrar. Es interesante entonces disponer de algún método que transforme la ecuación diferencial no homogénea en algún tipo de ecuación algebraica cuya solución será más fácil de obtener y que mediante la oportuna transformación inversa dé la solución buscada. El método existe y se basa en la transformación de Laplace.

La transformación de Laplace de una función real de la variable real  $(t)$ , la transforma en una función compleja de la variable compleja  $(p)$ .

La transformación viene definida por:

$$L[f(t)] = F(p) = \int_0^{\infty} f(t) e^{-pt} dt$$

con las condiciones:

1.-  $t \geq 0$

2.- la función  $f(t)$  ha de ser seccionalmente continua para  $t \geq 0$

3.-  $\lim_{t \rightarrow \infty} e^{-pt} f(t) \rightarrow 0$

La transformación inversa se puede obtener mediante la integral de convolución:

$$\mathcal{L}^{-1} [F(p)] = f(t) = \frac{1}{2\pi j} \int_{c-j\infty}^{c+j\infty} F(p) e^{pt} dp$$

aunque, por lo general, no es necesario resolver la integral puesto que existen métodos para obtenerla mediante tablas de transformadas.

La resolución de la ecuación diferencial:

$$\sum_{i=0}^n A_i \frac{d^i s(t)}{dt^i} = \sum_{i=0}^m B_i \frac{d^i e(t)}{dt^i}$$

se obtendrá siguiendo los pasos:

1.- Se transforman por Laplace los dos miembros de la ecuación y se obtiene:

$$\sum_{i=0}^n A_i [p^i S(p) - \sum_{k=0}^{i-1} p^{i-1-k} s^{(k)}_0] = \sum_{k=0}^m B_k p^k S(p)$$

$$= \sum_{i=0}^m \left[ B_i \left[ p^i E(p) - \sum_{k=0}^{i-1} p^{i-1-k} s_o^{(k)} \right] \right]$$

donde  $s_o^{(k)} = \left. \frac{d^k s(t)}{dt^k} \right|_{t=0}$  y  $s_o^{(k)} = \left. \frac{d^k e(t)}{dt^k} \right|_{t=0}$

2.- Se despeja el valor de la transformada de  $s(t)$ ,  $S(p)$ :

$$S(p) = \frac{\sum_{i=0}^m B_i p^i}{\sum_{i=0}^n A_i p^i} E(p) - \frac{\sum_{i=0}^m \sum_{k=0}^{i-1} B_i p^{i-1-k} s_o^{(k)}}{\sum_{i=0}^n A_i p^i} + \frac{\sum_{i=0}^n \sum_{k=0}^{i-1} A_i p^{i-1-k} s_o^{(k)}}{\sum_{i=0}^n A_i p^i}$$

3.- La solución de la ecuación diferencial en el dominio del tiempo es el resultado de hacer la transformada inversa. La transformada inversa de los dos primeros términos de la derecha es precisamente la integral particular, la cual se denomina en teoría de control respuesta fija del sistema, la transformada inversa del último término de la derecha es la función complementaria o respuesta libre del sistema.

Con este procedimiento el problema de resolver la ecuación diferencial se limita al de operar con fracciones cuyo numerador y denominador son polinomios en  $(p)$ . La única dificultad reside en encontrar la transformada inversa para lo cual se recurre al desarrollo en fracciones parciales del polinomio resultante, para lo que se evalúan sus raíces por alguno de los métodos disponibles en análisis (HORNER, NEWTON, LIN-BAIRSTOW, etc.). A partir del desarrollo en fracciones parciales se obtiene fácilmente la transformada inversa haciendo uso de las tablas de transformadas disponibles en la literatura (DISTEFANO, STUBBERUD y WILLIAMS, 1972).

### C A P I T U L O III

#### FUNCION DE TRANSFERENCIA

Se denomina función de transferencia de un sistema lineal la razón entre las transformadas de Laplace de la salida y la entrada del sistema cuando las condiciones iniciales son nulas, esto es:

$$G(p) = \frac{S(p)}{E(p)}$$

La función de transferencia  $G(p)$  es analítica pues se trata de la razón entre dos polinomios en  $p$ .



Las condiciones iniciales nulas implican que hasta el momento de la aplicación al sistema de la entrada  $e(t)$  la entrada y salida del sistema son nulas. En el caso de condiciones iniciales no nulas es posible evitar el tenerlas en cuenta en la transformación puesto que :

sean  $s_o(t)$  y  $e_o(t)$  la salida y la entrada en el sistema en el momento de aplicar la entrada  $e(t)$  cuya salida es  $s(t)$ .

Puesto que el sistema es lineal y es válido el principio de superposición la entrada y salida real del sistema serán:

$$e_r(t) = e_o(t) + e(t) \quad \text{y} \quad s_r(t) = s_o(t) + s(t) \quad \text{respectivamente}$$

El aplicar la transformación de Laplace sin tener en cuenta las condiciones iniciales es, simplemente, considerar como entrada y salida del sistema no la entrada y salida reales sino la variación de entrada y salida con respecto a l las presentes inicialmente, es decir:

$$e(t) = e_r(t) - e_o(t)$$

$$s(t) = s_r(t) - s_o(t)$$

En estas condiciones la defini-  
ción de función de transferencia expresada anteriormente permane-  
ce válida y relaciona las transformadas de las variaciones de la  
entrada y la salida con respecto al régimen inicial sobre el que  
se superponen.

Aplicando la definición de fun-

ción de transferencia a la ecuación general que define el sistema obtendremos:

$$G(p) = \frac{S(p)}{E(p)} = \frac{L[s(t)]}{L[e(t)]} = \frac{\sum_{i=0}^m B_i p^i}{\sum_{i=0}^n A_i p^i} -$$

$$- \frac{\sum_{i=0}^m \sum_{k=0}^{i-1} B_i p^{i-1-k} e_o^k}{E(p) \sum_{i=0}^n A_i p^i} + \frac{\sum_{i=0}^n \sum_{k=0}^{i-1} A_i p^{i-1-k} s_o^k}{E(p) \sum_{i=0}^n A_i p^i}$$

ahora bien, si las condiciones iniciales son nulas o el sistema se encuentra en estado estacionario y todas las magnitudes se miden con respecto a ese estado tomando como cero su valor en estas con diciones entonces:

$$\left. \frac{d^k e_o(t)}{dt^k} \right|_{t=0} = 0, \text{ para } k = 0, 1, 2, \dots, (n-1)$$

$$\left. \frac{d^k s_o(t)}{dt^k} \right|_{t=0} = 0, \text{ para } k = 0, 1, 2, \dots, (n-1)$$

anulándose los términos correspondientes en la función de transfe

rencia y obteniéndose para esta la forma general:

$$G(p) = \frac{\sum_{i=0}^m B_i p^i}{\sum_{i=0}^n A_i p^i} = \frac{B_m p^m + B_{m-1} p^{m-1} + \dots + B_1 p + B_0}{A_n p^n + A_{n-1} p^{n-1} + \dots + A_1 p + A_0}$$

Si designamos por  $c_i$  las raíces del polinomio en  $(p)$  del numerador y por  $p_j$  las del polinomio denominador, llamadas ceros y polos respectivamente, la función de transferencia se puede escribir como:

$$G(p) = \frac{B_m \prod_{i=0}^m (p - c_i)}{A_n \prod_{j=0}^n (p - p_j)}$$

y si denominamos

$$K = \frac{B_m \prod_{i=0}^m (-c_i)}{A_n \prod_{j=0}^n (-p_j)}$$

$K$  se llama ganancia de la función de transferencia y utilizando la nomenclatura anterior esta podrá ser escrita de la forma

$$G(p) = K \frac{\prod_{i=0}^m (1 - p/c_i)}{\prod_{j=0}^n (1 - p/p_j)} \quad \text{si } p \neq 0$$

Puesto que las raíces  $c_i$  y  $p_j$  pueden ser nulas, reales o imaginarias conjugadas y cada una de ellas de un orden cualquiera se podrá escribir el numerador y el denominador de la función  $G(p)$  en forma de productos que contendrán a lo más terminos de la forma:

$p^\alpha$  corresponde ala raiz  $p = 0$

$(1 + \tau p)^\beta$  corresponde a  $p = -1/\tau$

$(1 + \frac{2a}{a^2 + b^2} p + \frac{p^2}{a^2 + b^2})^\gamma$  corresponde a  $p = -a \pm jb$

en los casos de funciones de transferencia con elementos de retardo pueden aparecer términos del tipo :

$$e^{-\tau p}$$

e

Conocida la función de transfe-rencia de un sistema podemos resolver el problema fundamental que consiste en predecir la salida ante cualquier tipo de entrada que

se le ofrezca al sistema. Para ello basta tener en cuenta la definición de función de transferencia, a partir de la cual tendremos

$$S(p) = E(p) G(p)$$

Para una entrada cualquiera  $e(t)$  se procede a tomar su transformada de Laplace, que multiplicada por la función de transferencia nos da la transformada de Laplace de la salida. La transformada inversa del resultado obtenido será la función de salida  $s(t)$  que deseamos.

## C A P I T U L O   I V

### ANALISIS DE SISTEMAS LINEALES

El problema básico en Ingeniería de Control es el del diseño, es decir el de obtener un sistema cuya función de transferencia sea la óptima para que el sistema cumpla con el objetivo deseado, sin embargo en Biología y en particular en Fisiología el sistema existe ya de forma completa y el problema básico es el análisis propiamente dicho, es decir la obtención, precisamente de la función de transferencia que lo define.

## C A P I T U L O   I V

### ANALISIS DE SISTEMAS LINEALES

El problema básico en Ingeniería de Control es el del diseño, es decir el de obtener un sistema cuya función de transferencia sea la óptima para que el sistema cumpla con el objetivo deseado, sin embargo en Biología y en particular en Fisiología el sistema existe ya de forma completa y el problema básico es el análisis propiamente dicho, es decir la obtención, precisamente de la función de transferencia que lo define.

En principio la resolución del problema parece fácil puesto que habitualmente disponemos de la capacidad de generar la función de entrada mediante la estimulación y las maniobras experimentales adecuadas y podemos también medir con cierto grado de exactitud la salida o respuesta del sistema. En principio ambas posibilidades están limitadas tan sólo por el grado de imaginación del experimentador y por la precisión y capacidad instrumental de que disponga, pero en realidad el problema no es tan simple. puesto que en muchas ocasiones no es fácil la representación analítica de las funciones utilizadas. Por lo tanto se impone recurrir a métodos de estudio estandarizados que por su simplicidad permiten la obtención de resultados analizables.

En principio existen dos métodos básicos de análisis experimental de un sistema lineal denominados análisis transitorio y análisis armonico. Cada uno de ellos presenta una serie de ventajas y de inconvenientes sobre el otro, puesto que hemos escogido el segundo expondremos con mayor detalle los principios en que se funda este y nos limitaremos a exponer solo lo necesario acerca del primero para discutir las razones de la elección.



## 1.- ANALISIS DE LA RESPUESTA TRANSITORIA.

Se conoce como respuesta transitoria de un sistema la parte de la respuesta temporal que va desde el estado inicial al final y que se corresponde en la solución completa con la función complementaria, por su parte se denomina respuesta estacionaria o respuesta en estado estable la parte de la respuesta temporal cuando el tiempo tiende a infinito y corresponde en la solución completa del sistema con la integral particular.

El método de análisis transito-rio trata de encontrar la función de transferencia a partir del estudio de la salida transitoria a ciertas señales de entrada típicas.

La mayor ventaja de este procedimiento es que teóricamente necesita de un sólo ensayo experimental siendo por lo tanto un método de análisis muy rápido, el mayor inconveniente por otro lado es que las señales de entrada que se deben utilizar son, en muchos casos, imposibles de realizar prácticamente por lo que la entrada real difiere de la teórica y por lo tanto los resultados carecen de la precisión requerida en muchos casos.

Las dos señales de entrada típicas utilizadas en el análisis transitorio por sus particulares propiedades son la función impulso unidad y la función escalón unidad.

La función impulso unitario se define como el límite cuando  $A$  tiende a infinito de un pulso rectangular de amplitud  $A$  y de duración  $1/A$ . Se representa por  $\delta(t)$  y se denomina unitario porque:

$+\infty$

$$\int \delta(t) dt = 1$$

$-\infty$

En la práctica se suele aproximar por un pulso de amplitud muy elevada que tenga una duración suficientemente pequeña en comparación con la constante de tiempo del sistema como para que este no pueda reaccionar de forma sensible antes de que finalice. Sin embargo si la amplitud es muy elevada se corre el riesgo de sobrepasar el margen de amplitud para el que el sistema es lineal y si es pequeña se corre el riesgo de no poder observar claramente la respuesta. En lo que respecta a la duración  $(t_1)$  de la señal de entrada un criterio útil para conocer si es suficientemente pequeña es comparar la respuesta obtenida con la que se obtenga para una entrada de amplitud  $2/t_1$  y duración  $t_1/2$  y comprobar si las dos respuestas son sensiblemente iguales, en cuyo caso la duración de la señal era aceptable. Si se conoce la constante de tiempo del sistema  $(\tau)$  un valor aceptable para  $t_1$  son los inferiores a  $0,1 \tau$ .

La importancia y utilidad de la función impulso unidad reside en que su transformada de Laplace es:

$$L [\delta(t)] = \Delta(p) = 1$$

y si sustituimos este valor de la transformada de entrada en la definición de función de transferencia obtenemos:

$$G(p) = S(p)$$

por lo tanto cuando un sistema lineal es excitado por una función impulso unidad la transformada de Laplace de la salida es precisamente la función de transferencia.

La función escalón unidad o función paso unidad se define como la función con valor cero para todos los valores negativos de su argumento y valor uno para todos los valores positivos de su argumento. Corresponde al límite cuando  $\Delta t$  tiende a cero de una rampa cuya fase de crecimiento durase  $\Delta t$ . Si se hace  $\Delta t = 1/A$  la derivada de la función escalón es la función impulso unidad. La función escalón unidad se representa por  $u(t)$ .

La importancia de la función paso unidad reside también en el valor de su transformada de Laplace

$$L[u(t)] = U(p) = 1/p$$

que al sustituir en la definición de función de transferencia se tiene:

$$G(p) = p S(p)$$

por lo tanto la función de transferencia de un sistema sometido a una entrada escalón unidad es precisamente la transformada de Laplace de la derivada primera respecto al tiempo de la salida.

La señal escalón unidad es la más

utilizada en análisis transitorio pues a igualdad de amplitud de es tímulo la cantidad de energía puesta en marcha en el sistema es mu cho mayor con la función escalón que con la función impulso y por lo tanto la salida es más fácilmente medible.

Conocida la respuesta de un sis tema a las funciones impulso o escalón es posible determinar la sa lida a cualquier entrada cosa que generalmente se realiza a base de descomponer la entrada de que se trate en suma algebraica de funciones impulso y escalón.

A partir de los resultados del análisis transitorio se suelen especificar una serie de característi cas del sistema que se esquematizan en la figura 4.5 y que suelen ser:

Mp .- Sobrepaso o máximo sobreimpulso : es el valor del pico más al to de la curva de respuesta al escalón, medido a partir del valor un idad.

Mp % .- Sobrepaso porcentual o máximo sobreimpulso porcentual: es el porcentaje correspondiente al sobrepaso en relación al valor al canzado en la respuesta estacionaria, corresponde a la diferencia en tre la respuesta transitoria y la permanente para una entrada escalón y es una medida de la estabilidad relativa del sistema.

Td .- Tiempo de retardo: es el tiempo requerido para que la respuesta

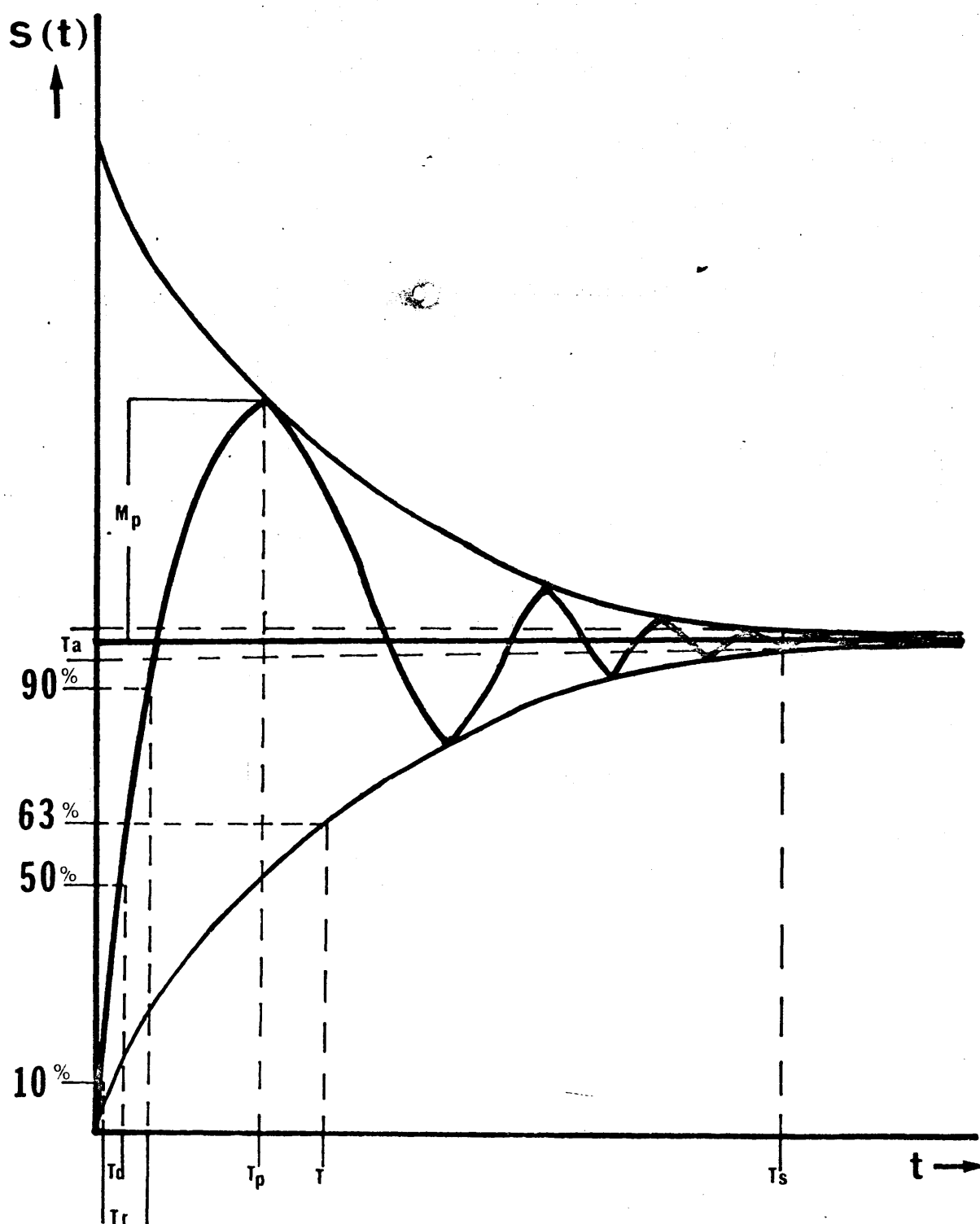


FIGURA 4.5. ASPECTO TÍPICO DE LA FORMA DE LA SALIDA DE UN SISTEMA LINEAL ANTE UNA ENTRADA ESCALON UNIDAD.

Explicación en el texto.

ta alcance por primera vez el 50 % de su valor final.

Tr .- Tiempo de subida o de crecimiento: es el tiempo requerido para que la respuesta pase del 10 % al 90 % de su valor final.

Tp .- Tiempo de pico o de sobrepaso: es el tiempo requerido para que la respuesta alcance el valor del sobrepaso.

Ts .- Tiempo de establecimiento o de restablecimiento : es el tiempo requerido para que la respuesta alcance y se mantenga dentro del margen de tolerancia admisible.

Ta .- Tolerancia admisible o porcentaje de error: es el porcentaje de la respuesta final dentro de cuyos límites debe mantenerse la respuesta definitiva del sistema. En general se fija en  $\pm 0,02 \%$  ó  $\pm 0,05 \%$ .

T .- Constante de tiempo : es el tiempo en que la exponencial envolvente de la respuesta a transitorios llega al 63 % de su valor final o bien decae al 37 % de su valor inicial.

Es importante destacar que aunque las funciones impulso y escalón se han venido utilizando desde antiguo sólo ultimamente se han usado como medio de definir completamente el sistema.

En la actualidad el análisis transitorio se utiliza fundamentalmente como forma de contrastar los resultados obtenidos mediante el análisis armónico bien aplicándolo al sistema biológico propiamente dicho o a modelos matemáticos o electrónicos deducidos por este último método.

## 2.- ANALISIS ARMONICO

El principio en que se basa el análisis armónico consiste en tratar de encontrar la función de transferencia del sistema a partir de la respuesta en régimen permanente a una entrada de tipo sinusoidal.

La función de transferencia de un sistema puede ser escrita en la forma de cociente de dos polinomios en  $p$  :

$$G(p) = \frac{P(p)}{Q(p)} = \frac{P(p)}{(p + p_1)(p + p_2) \dots (p + p_n)}$$

la transformada de la salida se puede obtener como

$$S(p) = G(p) E(p) = \frac{P(p)}{Q(p)} E(p)$$

Si consideramos una función de entrada de la forma:

$$e(t) = A \sin \omega t$$

su transformada será:

$$L[A \sin \omega t] = A\omega / (p^2 + \omega^2)$$

sustituyendo en la ecuación anterior, para la salida y desarrollando en fracciones parciales para escribirla de la forma indicada arriba, obtenemos para la ecuación que nos dá la transformada de la entrada la forma:

$$S(p) = \frac{P(p)}{Q(p)} = \frac{Aw}{p^2 + w^2} =$$

$$= \frac{a}{p + jw} + \frac{\bar{a}}{p - jw} + \frac{b_1}{p + p_1} + \dots + \frac{b_n}{p + p_n}$$

en el caso de que  $S(p)$  tenga únicamente polos distintos y siendo las  $a$  y  $b$  constantes y  $\bar{a}$  el complejo conjugado de  $a$ .

Haciendo la transformada inversa de la ecuación anterior se obtiene:

$$s(t) = a e^{-j\omega t} + \bar{a} e^{j\omega t} + b_1 e^{-p_1 t} + \dots + b_n e^{-p_n t}$$

La ventaja de utilizar una entrada sinusoidal es que la respuesta de los sistemas lineales estables e invariantes en el tiempo no depende de las condiciones iniciales y además en los sistemas estables las partes reales de las  $p_j$  son negativas. En nuestro caso puesto que el sistema es estable  $-p_1, -p_2, \dots, -p_n$  tienen partes reales negativas, por lo tanto, a medida que  $t$  tiende a infinito los términos de la forma  $e^{-p_j t}$  tienden a cero. Así todos los términos de la derecha con excepción de los dos primeros desaparecen en el estado estacionario.

En el caso de que  $S(p)$  tenga po



los múltiplos  $p_i$  con multiplicidad  $m_i$ , la transformada inversa  $s(t)$  ha de contener términos de la forma:

$$t^{h_i} e^{-p_i t} \quad (h_i = 0, 1, 2, \dots, m_i - 1)$$

que también tenderán a cero cuando  $t$  tiende a infinito.

En conclusión, e independientemente de que  $S(p)$  tenga polos distintos o múltiples la salida del sistema en régimen permanente para una entrada sinusoidal queda reducida a :

$$s(t) = a e^{-j\omega t} + \bar{a} e^{j\omega t}$$

el valor de la constante  $a$  se obtiene evaluando :

$$a = G(p) \frac{\omega A}{p^2 + \omega^2} (p + j\omega) \bigg|_{p = -j\omega} = - \frac{A G(-j\omega)}{2j}$$

$$\bar{a} = G(p) \frac{\omega A}{p^2 + \omega^2} (p - j\omega) \bigg|_{p = j\omega} = - \frac{A G(j\omega)}{2j}$$

Las cantidades :

$G(j\omega)$  y  $G(-j\omega)$  son números complejos que pueden ser escritos de la forma :

$$G(j\omega) = |G(j\omega)| e^{j\varphi}$$

$$G(-j\omega) = |G(-j\omega)| e^{-j\varphi}$$

donde:

$|G(\pm j\omega)|$  representa el valor del módulo o amplitud y

$\varphi = \angle G(j\omega)$  representa el argumento, es decir:

$$\varphi = \text{arco tangente} \frac{\text{parte imaginaria de } G(j\omega)}{\text{parte real de } G(j\omega)}$$

Sustituyendo  $a$  y  $\bar{a}$  por su va

lor obtenemos para la salida :

$$\begin{aligned} s(t) &= A G(j\omega) \frac{e^{j(\omega t + \varphi)} - e^{-j(\omega t + \varphi)}}{2j} = \\ &= A G(j\omega) \sin(\omega t + \varphi) = S \sin(\omega t + \varphi) \end{aligned}$$

En conclusión la salida en régimen permanente a una entrada sinusoidal de frecuencia angular  $\omega$  es también una función sinusoidal, con la misma frecuencia angular y cuya amplitud y fase se obtienen a partir de la función  $G(j\omega)$  que a su vez se obtiene reemplazando  $p$  por  $j\omega$  en la función de transferencia y teniendo en cuenta :

$$|G(j\omega)| = \frac{|S(j\omega)|}{|E(j\omega)|} \quad , \quad \angle G(j\omega) = \frac{\angle S(j\omega)}{\angle E(j\omega)}$$

La función  $G(j\omega)$  se denomina respuesta en frecuencia del sistema y su conocimiento en el dominio de la frecuencia equivale al conocimiento de la función de transferencia en el dominio de  $p$ , es decir caracteriza completamente al sistema.

Se ha visto que en el fondo el análisis transitorio y armónico conducen al mismo resultado, mediante el primer procedimiento se llega a la obtención de  $G(p)$  y mediante el segundo a la de  $G(j\omega)$  de forma que reemplazando  $p$  por  $j\omega$  o viceversa se puede pasar de una a otra forma. Esta identidad entre los dos tipos de análisis tiene su razón de ser, en efecto " la respuesta en frecuencia  $G(j\omega)$  da la amplitud y la fase de cada uno de los componentes sinusoidales de un régimen permanente en el caso de aplicar la señal sinusoidal de entrada a tiempo  $t = -\infty$ ;  $G(j\omega)$  representa por lo tanto el espectro de frecuencias (es decir la transformada de Fourier) de una señal de salida correspondiente a una entrada constituida por la superposición de infinitas sinusoides de amplitud unidad, aplicadas entre  $t = -\infty$  y  $t = +\infty$  y cuya frecuencia angular varia de cero a infinito, una entrada de este tipo es precisamente la función impulso unidad que tiene por transformada de Fourier  $G(j\omega) = 1$ ." El análisis armónico es pues la determinación del espectro de frecuencia de salida ante una entrada impulso unidad. (CARFORT y FOULARD, 1971).

## C A P I T U L O   V

### RESPUESTA EN FRECUENCIA

Para conocer la respuesta en frecuencia de un sistema se ha de obtener el módulo y el argumento de  $G(j\omega)$  en el dominio de la frecuencia, para ello se excita el sistema mediante entradas sinusoidales de amplitud constante cuya frecuencia se varía. En general, el rango de esta variación debe ser del orden de dos décadas por encima y debajo de la frecuencia de corte esperada para el sistema. Para cada valor de la frecuencia angular

utilizada se determina:

$$\text{Módulo de } G(j\omega) = \quad G(j\omega) = \frac{\text{amplitud de la salida}}{\text{amplitud de la entrada}}$$

$$\text{Argumento } G(j\omega) = \quad G(j\omega) = \text{fase de la entrada} - \text{fase salida}$$

Una vez obtenidos estos valores se representan gráficamente y a partir de esta representación se obtiene la función de transferencia en la forma que veremos inmediatamente. Se ha indicado que una de las ventajas del análisis armónico sobre el transitorio es la mayor facilidad en la obtención de funciones sinusoidales ahora se puede entender cual es su principal desventaja, es decir la necesidad de múltiples ensayos en cada experimento lo que lo transforma en un método largo y tedioso a lo que se debe añadir la gran cantidad de cálculos que supone la obtención de la forma analítica de las señales de entrada y sobre todo de salida.

Existen tres formas básicas de representar la función de respuesta en frecuencia y a partir de ellas obtener la función de transferencia:

A.- Diagrama de Black, lugar de transferencia de Black o diagrama del logaritmo del módulo versus fase (BLACK, 1934). Se obtiene representando en abscisas el argumento en grados y en ordenadas el módulo, en decibelios, de  $G(j\omega)$ . La curva obtenida estará graduada en frecuencias correspondiendo cada punto a una frecuencia de estimulación.

B.- Diagrama de Nyquist, lugar de transferencia en el plano de Nyquist o diagrama polar (NYQUIST, 1932). Es una representación en coordenadas polares de forma que cada punto, correspondiente a una frecuencia de estimulación determinada, se obtiene mediante un radio vector cuyo módulo es el módulo de la respuesta en frecuencia y cuyo ángulo polar es el argumento de la función.

C.- Diagrama de Bode, lugar de transferencia en el plano de Bode o diagrama logarítmico (BODE, 1945). Se representa en ordenadas y en dos escalas el módulo, en decibelios, y el argumento, en grados o en radianes, de la función de respuesta en frecuencia versus la frecuencia de estimulación, en Hz. o radianes por segundo, en escala logarítmica en abscisas.

Las dos primeras formas de representación presentan la ventaja de poder obtener la respuesta en lazo cerrado a partir de la respuesta en lazo abierto mediante el uso de los ábacos de Black y Hall, respectivamente. El procedimiento más empleado, sin embargo, es el de Bode y puesto que será el que utilicemos en lo que sigue, será también el único que pasemos a discutir.

## 1.- DIAGRAMAS DE BODE

La forma de la curva que representa a la función de respuesta en frecuencia es fundamental a la hora de obtener la función de transferencia de un sistema. En principio dicha curva puede tener cualquier forma y el problema sería en general bastante complicado, ahora bien, puesto que como se ha visto la función de transferencia debe venir expresada en forma de producto de una serie de factores bien determinados y como el diagrama de Bode es una representación en escala logarítmica, la función de respuesta en frecuencia será siempre descomponible en una suma de factores bien determinados. Se ha visto también que del dominio de  $(p)$  se pasa al de  $(j\omega)$  simplemente sustituyendo, por lo tanto se pueden obtener fácilmente los términos posibles en la función de respuesta en frecuencia. Si se conoce la representación gráfica de cada uno de los posibles términos es posible, con cierta práctica, obtener la función de transferencia fácilmente a partir del diagrama de Bode. La relación entre los términos de cada función es:

TERMINOS DE  $G(p)$

$$K p^{\alpha}$$

$$(1 + \tau p)^{\beta}$$

$$\left(1 + \frac{2\xi}{\omega_n} p + \frac{p^2}{\omega_n^2}\right)^{\gamma}$$

$$e^{-\tau p}$$

TERMINOS DE  $G(j\omega)$

$$K (j\omega)^{\alpha}$$

$$(1 + \tau j\omega)^{\beta}$$

$$\left(1 + \frac{\omega^2}{\omega_n^2} + j 2\xi \frac{\omega}{\omega_n}\right)^{\gamma}$$

$$e^{-j\omega \tau}$$

siendo  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ , números enteros, positivos, negativos o nulos.

Los términos posibles se representan en papel semilogarítmico, en la escala lineal, en ordenadas el módulo en decibelios y el argumento también en escala lineal y en ordenadas y en la escala logarítmica las frecuencias de estimulación. El módulo se obtiene en decibelios mediante:

$$A \text{ dB} = 20 \log_{10} |G(j\omega)| = 20 \log_{10} \left| \frac{S(j\omega)}{E(j\omega)} \right|$$

Además de las ventajas de la representación logarítmica existe un método simple para trazar una curva aproximada del módulo basado en la aproximación asintótica que es, en general, suficiente si solamente se desea conocer de forma global la función de transferencia. Si se desea mayor exactitud es posible obtenerla utilizando plantillas correspondientes a cada uno de los términos posibles normalizados.

Dada la importancia en el momento de discutir el tipo de función de transferencia que mejor se aproxima a los resultados, de la representación gráfica de esta, se discutirá la representación de los cuatro términos básicos con cierto detalle.

1.- Términos de la forma  $K(j\omega)^\alpha$

Se obtienen dos formas típicas según sea  $\alpha = 0$  ó  $\alpha \neq 0$ .



En el caso  $\alpha = 0$

La forma del término queda:

$G(j\omega) = K$ , que corresponde a  $G(p) = K$ . Es lo que se denomina un elemento de "ganancia" o de control proporcional o elemento simple ideal.

Módulo:  $A = 20 \log_{10} K = \text{cte.}$

Argumento  $\Psi = \text{arc. tg, ( Im.G(j\omega) / Re.G(j\omega) )} = 0$ .

La ecuación que define el valor del módulo corresponde a la de una recta paralela al eje de abscisas, para  $K = 1$ , corresponde al eje de 0 dB, para  $K > 1$  es paralela a esta en el lado positivo, para  $K < 1$ , es una paralela situada en el lado negativo, y en ambos casos situada a una distancia que es el valor de  $K$  expresado en decibelios (A).

La ecuación que define el valor del argumento es la de una recta paralela al eje de abscisas o frecuencias y que en todos los casos tiene como valor de ordenada 0.

En la figura 4.6 se han representado las diversas posibilidades que se acaban de señalar.

En el caso  $\alpha \neq 0$

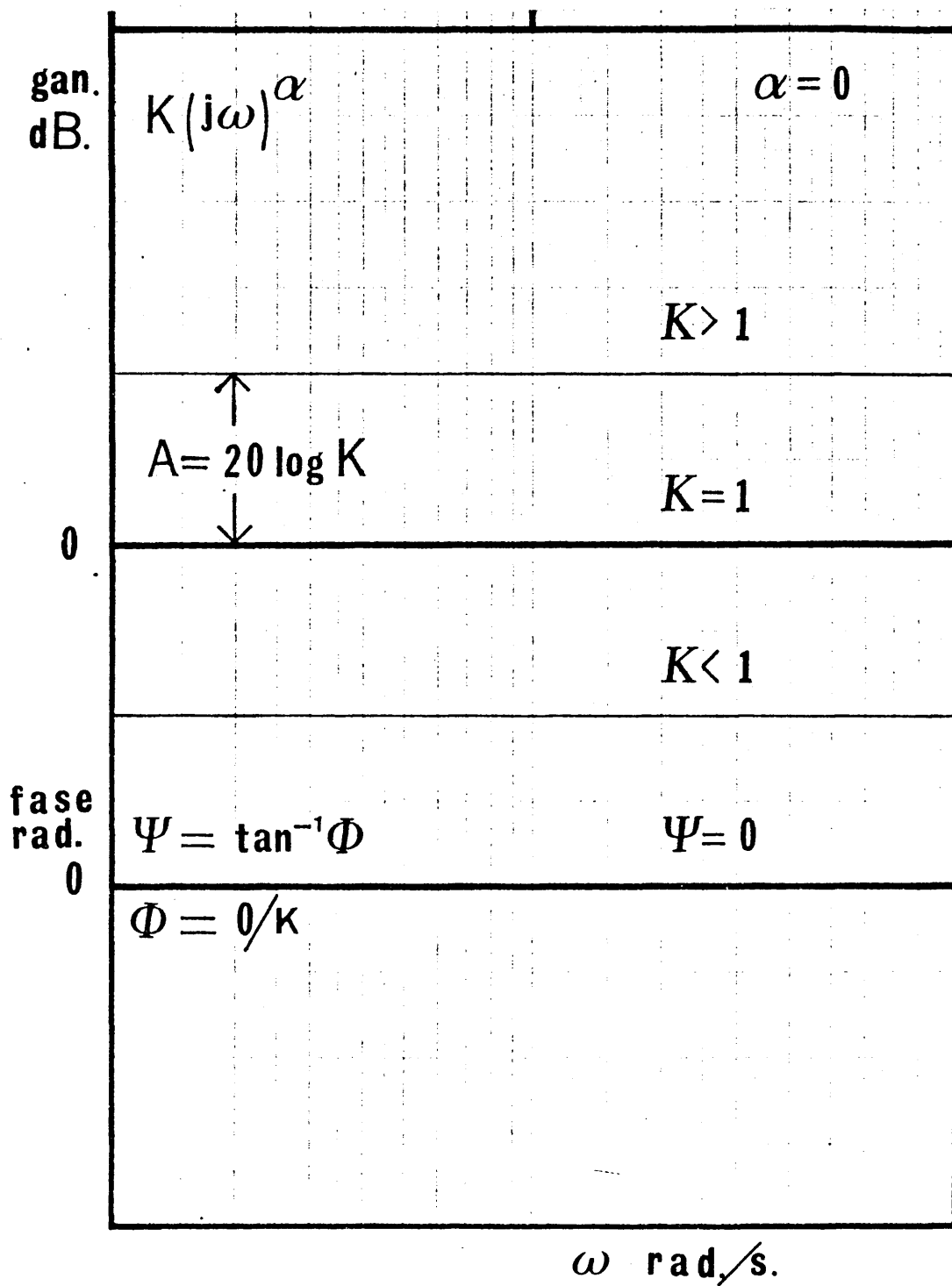


FIGURA 4.6. DIAGRAMA DE BODE CORRESPONDIENTE A UNA FUNCION DE TRANSFERENCIA DE LA FORMA  $G(p) = K$

Abcisas frecuencia de estimulación. Ordenadas: arriba ganancia en decibelios, abajo ángulo de fase en radianes. Explicación en el texto.

Queda por lo tanto de la forma:

$$G(j\omega) = K^\alpha, \text{ que corresponde a } G(p) = K^\alpha.$$

$$\text{Módulo : } A = 20 \log_{10} K \omega^\alpha = 20 \log_{10} K + 20 \alpha \log_{10} \omega$$

$$\text{Argumento } \Psi = \text{arc.tg. } \text{Im.}G(j\omega) / \text{Re.}G(j\omega) = \alpha 90^\circ = \frac{\pi}{2} \alpha \text{ rad.}$$

La ecuación que define el valor del módulo corresponde a la de una recta que para quedar completamente definida bastará con conocer el valor de su pendiente y el del punto en que corta al eje de abscisas. La pendiente se suele expresar en forma de dB/octava o dB/década; una octava corresponde a un intervalo de frecuencias  $(\omega, 2\omega)$  y una década a un intervalo de  $(\omega, 10\omega)$ . En el caso que nos ocupa el valor de la pendiente será:

$$20 \alpha \log_{10} \frac{2\omega}{\omega} = 20 \alpha \log_{10} 2 = \text{aprox. } 6 \alpha \text{ dB/octava o}$$

$$20 \alpha \log_{10} \frac{10\omega}{\omega} = 20 \alpha \log_{10} 10 = \text{aprox. } 20 \alpha \text{ dB/década.}$$

El punto en que la recta corta al eje de abscisas será aquel de abscisa  $\omega_0$  tal que el valor del módulo sea cero:

$$20 \log_{10} K + 20 \log_{10} \omega_0^\alpha = 0$$

$$20 \log_{10} \omega_0^\alpha = -20 \log_{10} K, \quad \omega_0^\alpha = -K, \quad \omega_0 = \frac{1}{K^{1/\alpha}}$$

Además para la abscisa  $\omega = 1$ , el valor de la ordenada será :

$$A = 20 \log_{10} K. \text{ Para los valores negativos de } \alpha \text{ la recta tendrá}$$

pendiente positiva y para los valores correspondientes a  $\alpha < 0$  la recta tendrá pendiente negativa.

La ecuación que define el valor del argumento es la de una recta paralela al eje de abscisas y situada a una distancia de este de  $\alpha 90^\circ$ , en los casos en que  $\alpha > 0$  la recta estará en la zona positiva y para  $\alpha$  negativa estará en la zona negativa.

Las distintas posibilidades se representan en la figura 4.7.

2.- Términos de la forma  $(1 + j\omega\tau)^\beta$

Consideraremos en detalle el caso  $\beta = 1$  y  $\tau > 0$ , el resto de posibilidades se deducen fácilmente de este y no presentan mayor dificultad.

$$\text{Módulo : } A = 20 \log_{10} |1 + j\omega\tau| = 20 \log_{10} \sqrt{1 + \omega^2 \tau^2}^{1/2}$$

$$\text{Argumento } \Psi = \text{arc.tg. Im.G(j}\omega\text{)/Re.G(j}\omega\text{)} = \text{arc.tg. } \omega\tau$$

Pra obtener la representación gráfica podemos dar valores a cada uno de los parámetros y obtener los resultados correspondientes, o más fácil recurrir a la representación asintótica a frecuencias bajas y altas.

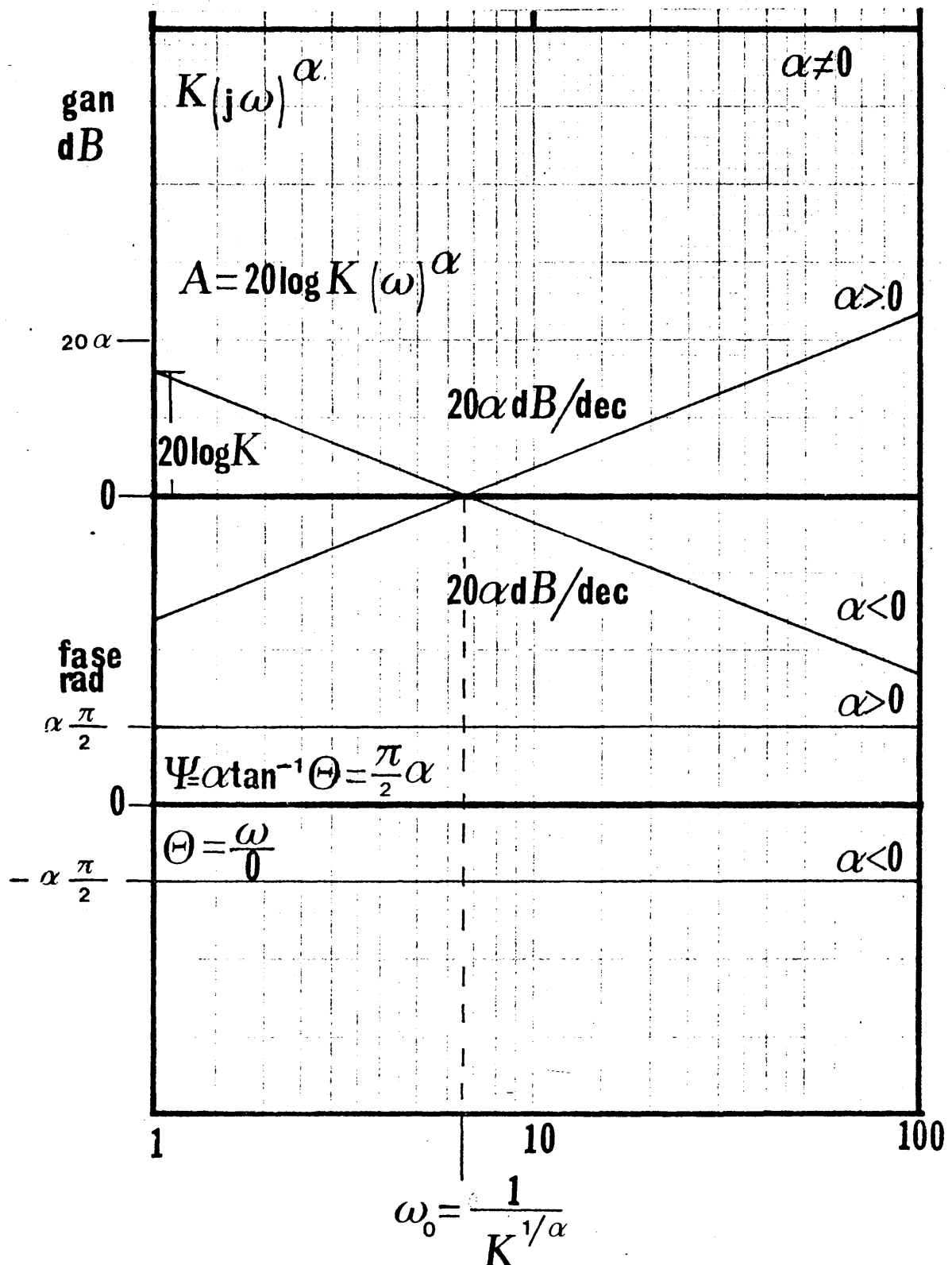


FIGURA 4.7. DIAGRAMA DE BODE CORRESPONDIENTE A UNA FUNCION DE TRANSFERENCIA DE LA FORMA  $G(p) = K$

Abcisas: frecuencia de estimulación. Ordenadas:

arriba ganancia (dB), abajo ángulo de fase (rad.)

Explicación en el texto.

para bajas frecuencias  $\omega \ll \tau$  el valor de  $\omega^2 \tau^2$  tiende a cero y se obtiene para el valor del módulo de la función:

$$A = 20 \log_{10} 1 = 0$$

para altas frecuencias  $\omega \gg \tau$  el valor de  $1 + \omega^2 \tau^2$  tiende a ser equivalente a  $\omega^2 \tau^2$  y se obtiene para el módulo:

$$A = 20 \log_{10} \omega \tau$$

El primer valor corresponde a una recta que coincide con el eje de cero decibelios, el segundo a otra cuya pendiente será de :

$$20 \log_{10} \frac{2\omega \tau}{\omega \tau} = \text{aprox. } 6 \text{ decibelios/octava} = 20 \text{ dB/década.}$$

Ambas rectas se cortarán en un punto de abscisa  $\omega_c$  denominado frecuencia de transición o frecuencia de corte tal que:

$$20 \log_{10} 1 = 20 \log_{10} \omega_c \tau \quad , , , \quad 1 = \omega_c \tau \quad , , , \quad \omega_c = 1 / \tau$$

Naturalmente con la representación asintótica se comete un error que es máximo precisamente para la abscisa  $\omega_c$  y que resulta ser:

$$20 \log_{10} \left( 1 + \omega_c^2 \tau^2 \right)^{1/2} = 20 \log_{10} \left( 1 + \frac{1}{\tau^2} \tau^2 \right)^{1/2} = 10 \log_{10} 2$$

por lo tanto el error máximo cometido es de 3,01 dB.

El valor del argumento se obtiene de la misma forma:

para bajas frecuencias y en particular  $\omega = 0$  el valor del argumento es de cero.

para altas frecuencias, en particular  $\omega = \infty$ , el valor del argumento es de 90°

para la frecuencia de corte el valor del argumento es de  $45^\circ$

Puesto que viene definido por una función inversa, será antisimétrico respecto del punto de inflexión que es precisamente el que corresponde a la abscisa  $\omega_c$ .

En la figura 4.8. se ha representado la función de respuesta en frecuencia correspondiente tanto en forma asintótica como con sus valores reales para comparar las dos formas.

El resto de las posibilidades se deducen a partir de la anterior:

Para  $\beta = 1$  y  $\tau < 0$

Módulo: idéntico al anterior pues son complejos conjugados

Argumento: idéntico en valor absoluto pero de signo opuesto

Para  $\beta = -1$  y  $\tau > 0$

Módulo: idéntico en valor absoluto y de signo opuesto

Argumento: idéntico en valor absoluto y de signo opuesto

Para  $\beta = -1$  y  $\tau < 0$

Módulo: idéntico en valor absoluto y de signo opuesto

Argumento: idéntico en valor absoluto y signo.

Para  $\beta > 1$  se obtendrá sumando gráficamente los terminos anteriores en función del signo de  $\beta$  y  $\tau$  tantas veces como indique el valor absoluto de  $\beta$ . El error cometido en la representación asintótica será  $\beta$  veces mayor.

3.- Términos de la forma 
$$\left(1 - \frac{\omega^2}{\omega_n^2} + j2 \zeta \frac{\omega}{\omega_n}\right)^{\beta}$$

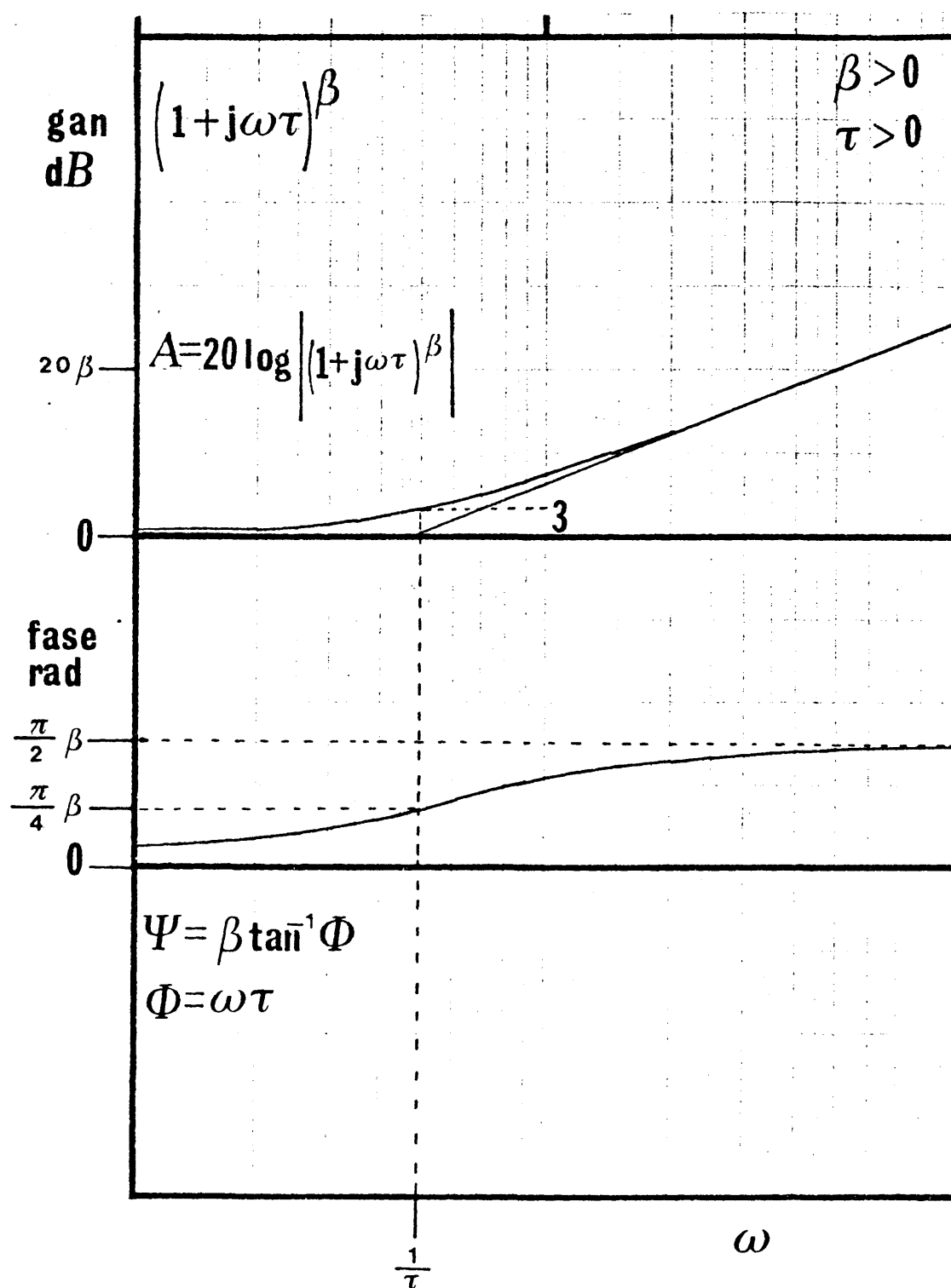


FIGURA 4.8. DIAGRAMA DE BODE CORRESPONDIENTE A UNA FUNCION DE TRANSFERENCIA DE LA FORMA  $G(p) = (1 + \tau p)^\beta$

Abcisas frecuencia; ordenadas, arriba ganancia y abajo ángulo de fase. Véase explicación en el texto.



En los casos en que el valor ab soluto de gamma sea mayor de uno se resuelve el problema mediante adición gráfica, Consideraremos por lo tanto solo el caso:

$$\gamma = 1, \quad \xi > 0$$

$$\text{Módulo: } A = 20 \log_{10} \left( (1 - w/w_n)^2 + (2\xi w/w_n)^2 \right)^{1/2}$$

$$\text{Argumento: } \Psi = \text{arc.tg. } \frac{2\xi w/w_n}{1 - (w/w_n)^2}$$

Para la representación gráfica se recurre al método asintótico y se obtendrá:

para bajas frecuencias  $w \ll w_n$  el valor del módulo será

$$A = 20 \log 1 = 0$$

para frecuencias altas  $w \gg w_n$  el valor que se obtiene es

$$A = 20 \log w/w_n = 40 \log w/w_n$$

se trata de una recta de pendiente 12 dB/octava o 40 dB/década

el valor de la frecuencia de corte  $w_c$  será de

$$40 \log 1 = 40 \log w_c/w_n, \quad \therefore w_c = w_n$$

La forma real de la curva dependerá del parámetro  $\xi$ , y el error de la representación asintótica será mayor cuanto menor sea el valor absoluto de  $\xi$ .

La curva tendrá un mínimo para

$$\delta A / \delta w = 0$$

lo cual sucederá para un valor de frecuencia  $w_r$  llamado frecuencia de resonancia tal que:

$$w_r = w_n (1 - 2\xi^2)^{1/2}$$

Si  $2\xi^2 < 1$ , es decir  $\xi < 0,7$  el valor del mínimo es:

$$A_{\min} = 2\xi^2(1-\xi^2)^{1/2} \quad \text{para } \xi \text{ suficientemente pequeño:}$$

$$A_{\min} = 2\xi \quad y \quad w_r = w_n$$

es decir el valor de la amplitud del mínimo es el doble que el del parámetro  $\xi$  y se dará precisamente para una abcisa que será la frecuencia de corte.

Si  $2\xi^2 > 1$  es decir  $\xi > 0,7$  el valor del mínimo será

$$A_{\min} = 0 \quad y \quad w_r = 0$$

es decir el valor del mínimo será cero y tendrá lugar para una abcisa que será también cero.

En el caso del argumento se ob-

tendrá:

para frecuencias bajas tiende a cero

para frecuencias altas tiende a  $180^\circ$

para la frecuencia de corte será de  $90^\circ$

La representación será antisimétrica respecto a este último punto.

Los demás casos se deducen fácil-

mente: aplicando las mismas consideraciones vistas en el caso anterior y teniendo en cuenta las características de los números complejos conjugados.

4.- Términos de la forma  $e^{-j\omega\tau}$

$$\text{Módulo: } A = 20 \log_{10} \left| 1 \sqrt{\cos w\tau - j \sin w\tau} \right| = 20 \log 1 = 0$$

$$\text{Argumento: } \Psi = -w\tau$$

El valor del módulo es siempre cero decibelios mientras que el del argumento varía de 0 a  $-\infty$  según  $w$  varía de 0 a  $\infty$ .

Se ha representado gráficamente en la figura 4.9. Un término de esta forma no añade nada al valor del módulo de la función de respuesta en frecuencia pero si al del argumento formando lo que se denomina un elemento de retardo de transporte.

Como se ha visto el diagrama de Bode consta en realidad de dos, uno correspondiente al módulo de la función y el otro a su argumento. Puesto que se trata de una misma función es posible demostrar que se puede determinar unívocamente la respuesta en fase de un sistema a partir de su respuesta en amplitud a condición de que la función de transferencia que lo define no tenga ceros ni polos con parte real positiva ni términos retardo puros. Los sistemas que cumplen esta condición se denominan sistemas de desfase mínimo. En general los sistemas biológicos no cumplen estas condiciones y no siempre existe correspondencia unívoca entre las dos gráficas.

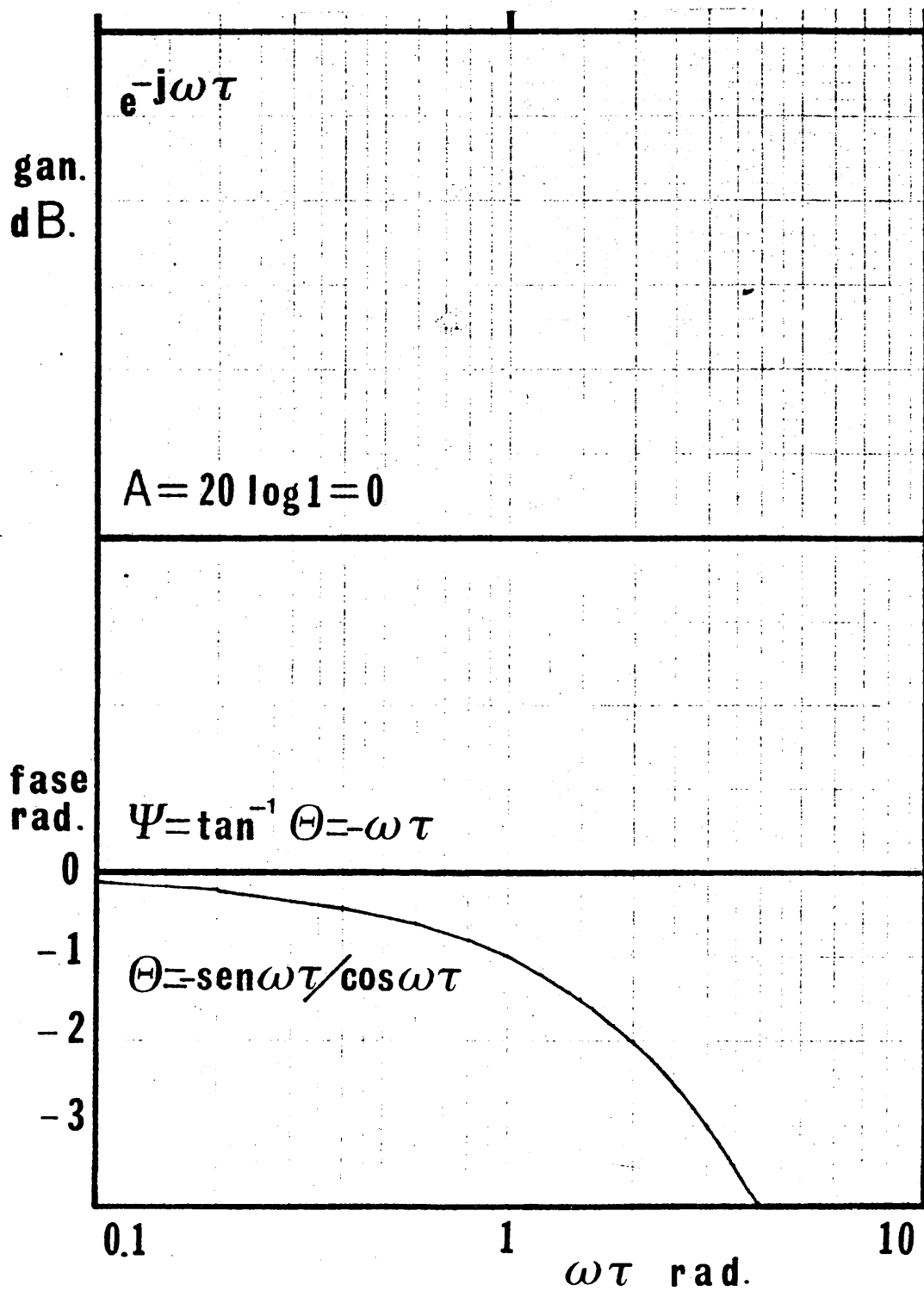


FIGURA 4.9. DIAGRAMA DE BODE CORRESPONDIENTE A  $e^{-j\omega\tau}$

Abcisas frecuencia. Ordenadas: arriba ganancia y abajo desfase. Explicación en el texto.

## 2.- PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

Como resumen de lo que se acaba de exponer se indican los pasos experimentales a seguir para obtener mediante el análisis armónico la ecuación diferencial que define a un sistema.

- 1.- Comprobación de que el sistema es lineal, lo que habitualmente se suele limitar a comprobar que se cumple el principio de superposición. Se debe comprobar también que el sistema es invariante en el tiempo.
- 2.- Estimulación mediante una entrada sinusoidal de amplitud constante y frecuencia variable en un rango de dos décadas por arriba y de bajo de la frecuencia de corte esperada.
- 3.- Obtención de los valores de amplitud y fase de la salida.
- 4.- Representación en escala logarítmica de frecuencia del valor:  
amplitud:  $A = 20 \log \text{ amplitud salida} / \text{ amplitud entrada}$   
desfase:  $= \text{ fase de entrada} - \text{ fase de salida}$
- 5.- Ajuste mediante representación asintótica de la gráfica obtenida y con la aproximación deseada a una suma gráfica de términos básicos.
- 6.- A partir del resultado obtenido determinar la forma de la función de respuesta en frecuencia como producto de dichos términos.

7.- Mediante sustitución de  $j\omega$  por  $p$  en la función de respuesta en frecuencia se obtendrá la función de transferencia.

8.- Obtener la transformada inversa de  $S(p) = G(p) E(p)$  se obtiene la ecuación diferencial del sistema.

9.- Habitualmente se comprueba la bondad del resultado, obtenido prediciendo la respuesta al escalón y comprobando su parecido con la obtenida experimentalmente.

10.- Deducción de los modelos matemáticos correspondientes a la función obtenida para el sistema y realización de modelos físicos o electrónicos para sustituir las funciones del sistema y estudiar al sistema de que forma parte como subsistema.

## C A P I T U L O   V I

### ANALISIS DE SISTEMAS NO LINEALES

Los métodos de análisis revisados hasta aquí se pueden aplicar exclusivamente a sistemas lineales. Recordemos que un sistema lineal debe cumplir el principio de superposición que para una entrada sinusoidal supone las siguientes condiciones:

- a) La respuesta a una entrada sinusoidal de frecuencia angular  $\omega$  será una función sinusoidal de la misma frecuencia angular, es decir, no deberá presentar armónicos de orden superior ni inferior a la función de entrada.
- b) Homogeneidad o proporcionalidad causa efecto: si la respuesta a

la entrada  $e(t)$  es  $s(t)$ , la respuesta a la entrada  $A e(t)$ , siendo  $A$  una constante, debe ser  $A s(t)$ . De aquí se deduce que el valor del módulo de la respuesta en frecuencia se mantendrá constante sea cual sea la amplitud de la entrada, puesto que es la razón entre amplitud de entrada y de salida.

c) Aditividad: es la aplicación directa del principio de superposición ya indicado. (GILLE, DECAULNE y PELEGRIN, 1967).

Cualquier sistema que no sea lineal se denominará no lineal. Esta es una definición negativa y no dice mucho acerca de como es el sistema, sin embargo aunque el estudio de sistemas no lineales no presenta la generalidad que tiene el de los sistemas lineales, existen unas características comunes que permite la clasificación de los sistemas no lineales en una serie de grupos.

La distinción entre lineal y no lineal no implica una información sobre el grado de optimización del sistema, de hecho es una distinción artificial, en el sentido de que está basada únicamente en el modelo matemático con que se define el sistema (ecuación diferencial lineal o no) y no en las posibilidades del sistema para ejecutar su función. La mayor parte de los sistemas encontrados en la naturaleza son no lineales y en muchas ocasiones esta no linealidad es lo que los hace óptimos.

No se debe confundir por lo tan-



to el deseo del experimentador de estudiar el sistema en la zona de linealidad con el funcionamiento óptimo del sistema, este deseo de linealidad viene impuesto por el hecho de que el estudio de un sistema lineal es más fácil que el de un sistema no lineal, y esto se debe a que no existen soluciones generales típicas para ecuaciones diferenciales no lineales (MIRA, 1969).

Existen dos "filosofías" a adoptar ante un sistema no lineal (HARRISON y BOLLINGER, 1969) la primera es la linearización es decir transformar el elemento no lineal en lineal y tratarlo como tal, el segundo es la utilización de técnicas específicas de análisis no lineal.

La linearización se puede obtener de varias formas, el método más fácil es olvidarse de que el sistema es no lineal y tratarlo como lineal para ello se parte de aceptar que la curva que representa la respuesta no lineal del sistema se puede aproximar, para incrementos de pequeño valor de la entrada por la tangente a la curva y estudiar el sistema no lineal como uno lineal cuya salida. sea tal que la respuesta coincida con dicha tangente.

Otro método es aproximar la funcion no lineal por una lineal suficientemente próxima a la real, el método se basa en el desarrollo en serie alrededor de un punto determinado, aunque es un método laborioso en cuanto a técnicas de cál

culo. Para simplificar estos se suele aproximar la serie finita por su componente fundamental, este método se conoce como método de la función descriptiva.

La segunda posibilidad es el estudio directamente del sistema no lineal y existen varias técnicas para la obtención de soluciones específicas, entre ellas:

- a) soluciones analíticas especiales y tabuladas
- b) solución en partes
- c) análisis en el plano de fase
- d) comparación con un modelo analógico o digital conocido hasta obtener un resultado óptimo.

Sin embargo mediante estos métodos no siempre se llega a obtener la ecuación que define al sistema es más, en muchos casos, no es esta solución lo que se busca sino tan sólo obtener algunas características del sistema, casi siempre refe\_ridas al conocimiento de las condiciones de estabilidad del mismo.

Por nuestra parte hemos escogido el estudio de la función descriptiva pues por su relación con el análisis armónico es posible comparar los resultados obtenidos con los de otros autores que habitualmente el método que utilizan es el análisis armónico predisamente.

## 1.- ANALISIS TRANSITORIO

En un sistema lineal la relación encontrada al representar la entrada versus la salida es una línea recta, la forma más general de un sistema no lineal es aquel en que dicha relación es una curva cualquiera, sin embargo existen algunas no linealidades típicas cuya combinación permite explicar la mayor parte de las no linealidades encontradas en los sistemas de control estas no linealidades típicas serían las cuatro siguientes:

- a) existencia de un umbral o zona muerta
- b) existencia de saturación
- c) existencia de histéresis
- d) sistema del tipo todo o nada o de regulación por más o menos

Queda claro ahora el porque de nuestra insistencia en que no existen en la naturaleza sistemas lineales puros. En general las no linealidades citadas no dependen de la frecuencia de entrada sino de los valores instantáneos de la entrada, existen sistemas en que esto no es cierto como aquellos con algún tipo de retardo, sin embargo y de forma general es posible el considerar las características no lineales como independientes de la frecuencia incorporando el retardo a la parte lineal del sistema.

En general aceptaremos en lo que sigue que el sistema no lineal es explicable mediante la intervención de un órgano no lineal siendo el resto de los órganos que lo forman lineales. En estas condiciones y no importa donde esté situ

ado el órgano no lineal el sistema se puede representar mediante una cadena de retroalimentación unitaria y una cadena directa con el órgano no lineal en cascada con la parte lineal.

En estas condiciones es posible determinar la respuesta a cualquier entrada si se conoce la respuesta impulsional o unitaria de la parte lineal. Así:

$L(p)$  será la función de transferencia de la parte lineal

$w = N(\epsilon)$  la característica del sistema no lineal

$h(t) = L^{-1} \left[ L(p) \right]$  la respuesta al impulso unidad de la parte lineal

La salida del sistema completo será entonces:

$$s(t) = L^{-1} \left[ L(p) W(p) \right] = \int_0^t h(t-\lambda) w(\lambda) d\lambda$$

reemplazando  $s(t)$  por  $e(t) - \epsilon(t)$  se obtiene

$$\epsilon(t) = e(t) - \int_0^t h(t-\lambda) N(\epsilon(\lambda)) d\lambda$$

en donde se conoce  $e(t)$ ,  $h(t)$  y  $N(\epsilon)$ .

Existen métodos aproximados para obtener numéricamente el valor de  $\epsilon(t)$ , sin embargo aunque el método permite obtener el régimen transitorio es difícil obtener con él resultados válidos en régimen permanente. Por esta razón y dada la potencia de los métodos del análisis armónico se ha intentado aplicar este método al análisis de los sistemas no lineales.

## 2.- APROXIMACION DEL PRIMER ARMONICO.

Este método de análisis ha sido desarrollado por varios autores independientemente, pero quizás el más significativo de ellos sea POPOV (1962). En el caso de los sistemas lineales hemos visto como se obtenía una función de respuesta en frecuencia  $G(j\omega)$  cuyo módulo era la razón entre la amplitud de la senoide de salida respecto a la de la entrada y cuyo argumento era la diferencia de fase entre salida y entrada. Como consecuencia de ser lineal tanto el módulo como el argumento eran funciones exclusivamente de la frecuencia de estimulación pero no dependían de la amplitud de la entrada, lo cual conducía a una representación única de ambas magnitudes frente a la frecuencia a partir de la cual se estimaba la función de transferencia.

Al aplicar el mismo método a un sistema no lineal nos encontraremos con que, generalmente, la salida a una entrada sinusoidal será una función periódica pero no sinusoidal y para eliminar este inconveniente se debe aproximar la función de salida por una senoide. El método se denomina del primer armónico pues se escoge como salida equivalente el primer armónico de la serie de Fourier que define la función real de salida. La función de transferencia que se obtiene por este método presentará la característica de ser función no sólo de la frecuencia de estimulación ( $\omega$ )

sino también de la amplitud de la entrada ( $e_1$ )

$$\frac{s_1}{e_1} = B(e_1, \omega) \quad , , , \quad \Psi = \Psi(e_1, \omega)$$

Gráficamente en vez de una curva se obtendrá una familia de curvas, una para cada amplitud de entrada.

La base del método es:

sea  $e = e_1 \sin \omega t$ , la entrada a un órgano no lineal N. La salida en régimen permanente será una función periódica cuyo desarrollo en serie de Fourier será:

$$s(t) = s_0 + s_1 \sin(\omega t + \Psi_1) + s_2 \sin(2\omega t + \Psi_2) + \dots$$

si aceptamos como aproximación suficiente de  $s(t)$  su primer armónico :

$$s(t) = s_1 \sin(\omega t + \Psi_1)$$

evaluamos la función :

$$N(s_1, \omega) = \frac{s_1}{e_1} \Psi e^j$$

que se denomina función de transferencia generalizada del órgano no lineal N.

La función de transferencia generalizada puede ser tratada en todos sentidos como una familia de curvas dependientes de la amplitud de entrada y representada gráficamente

ficamente obtener los lugares de transferencia de Black, Nyquist y como se ha visto para los sistemas lineales.

El proceso de obtención de los datos será en todo similar al análisis armónico de sistemas lineales permaneciendo válido todo lo dicho acerca de ellos en lo que se refiere a representación gráfica de los términos y obtención de la forma de la función de transferencia.

## C A P I T U L O    V I I

### OBTENCION DE DATOS

El primer paso en el análisis de los resultados experimentales ha sido el obtener a partir de los registros almacenados en cinta magnética la tabulación de las funciones que los representan. Para ello se ha utilizado un DIDAC 800 de Intertechnique. A partir de los datos así obtenidos se consiguen las funciones que los representan mediante ajuste a series de Fourier hasta el décimo armónico y mediante los coeficientes y fase obtenidos para el primer armónico se obtenía la función de respuesta en frecuencia. Esta fase de análisis se ha realizado mediante pro



gramación de un microcomputador OLIVETTI P 602 y en lenguaje Fortran IV con el IBM 360 del Centro de Cálculo de la Universidad de Madrid.

El procedimiento de obtención del facsímil numérico correspondiente a las señales de estiramiento y tensión se muestra esquemáticamente en la figura 4.10. La señal a analizar es muestreada secuencialmente a la frecuencia determinada por el periodo de conteo y el valor obtenido en cada muestra es registrado en el canal correspondiente. El proceso es reciclado mediante la señal de sincronización, sistema mediante el cual se mejora la relación señal ruido en forma proporcional a  $N$ , siendo  $N$  el número de ciclos analizados. Previo a su análisis la señal debe ser atenuada de forma que su amplitud pico a pico sea menor de 1 V. La sensibilidad en la medida es de 200 cuentas por voltio. La frecuencia de muestreo se ajustaba para cada frecuencia de estimulación de forma que se obtuviese un total de veinte puntos equidistantes por ciclo. El número de ciclos analizados oscilaba entre cincuenta y doscientos dependiendo de la frecuencia de estimulación. Las dos señales es tiramiento y tensión se analizaban simultáneamente.

La digitalización de la frecuencia de descarga se puede observar por su parte en la figura 4.11. Se obtenía un histograma post-estímulo dividiendo cada ciclo en veinte casillas de duración  $1 / 20 w$ , obteniéndose el número de potenciales de acción en cada casilla tras reciclar el proceso un número

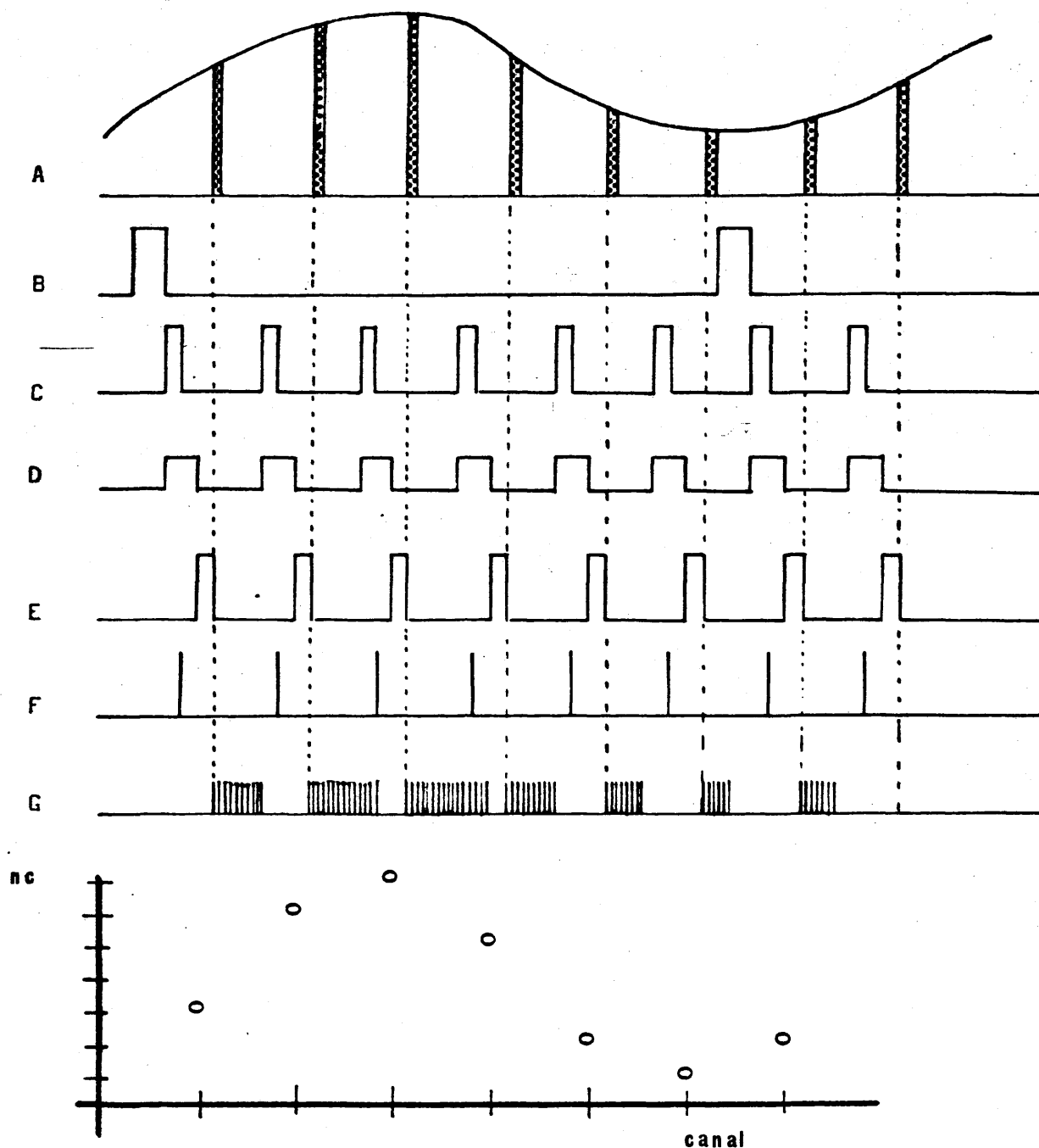


FIGURA.- 4.10 DIGITALIZACION DE LAS SEÑALES DE ESTIRAMIENTO Y TENSION.

a.-señal a analizar, b.-señal de sincronización, c.-tiempo de conteo, d.-ciclo de memoria, e.-toma de muestra, f.-cambio de canal, g.-tren a 10 MHz., nc.-numero de cuentas por canal.

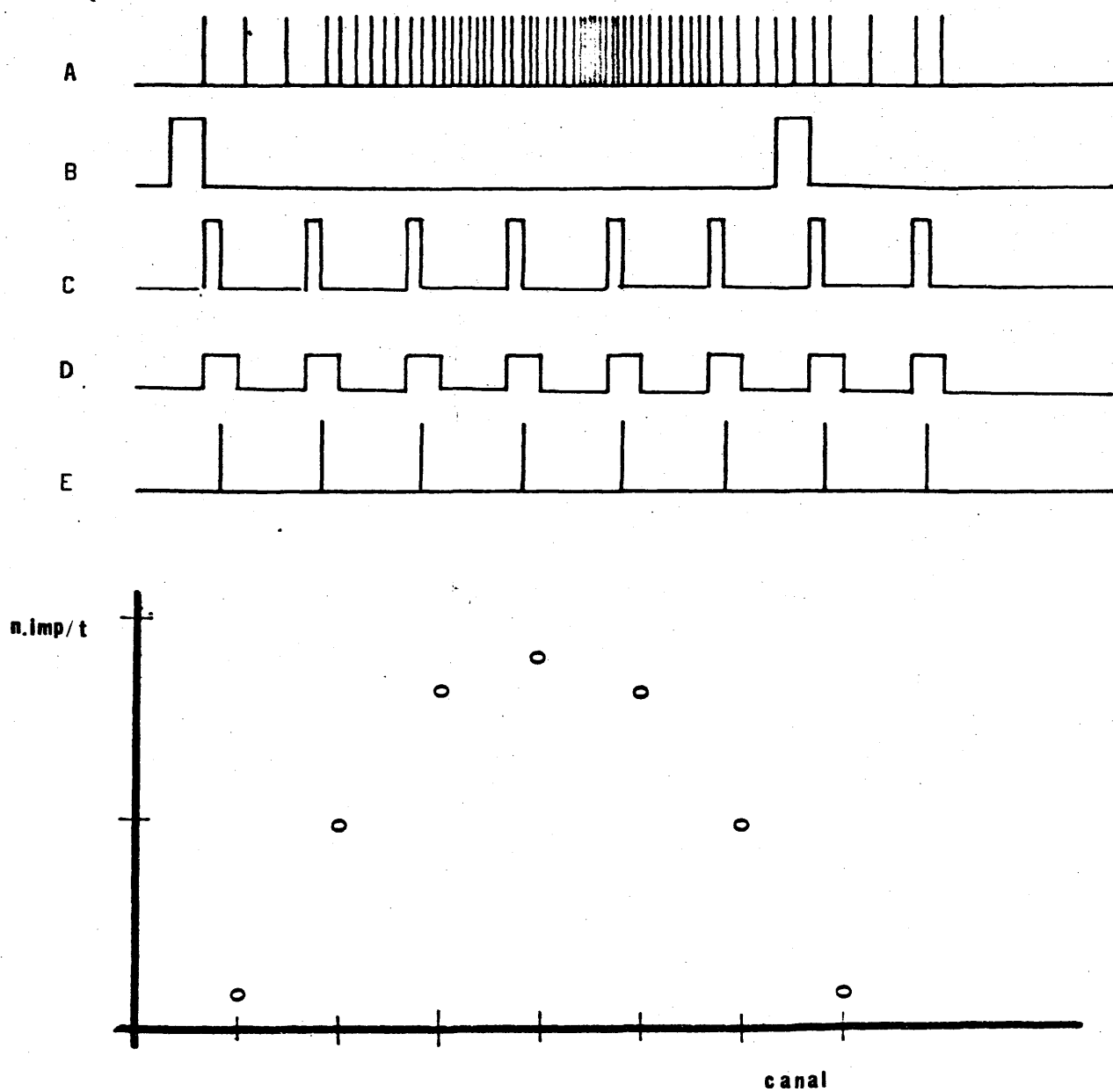


FIGURA 4.11. DIGITALIZACION DE LA FRECUENCIA DE DESCARGA

a.-señal a analizar, b.-señal de sincronización, c.-tiempo de conteo, d.- ciclo de memoria, e.-cambio de canal,  $n \cdot \text{imp} / t$  número de impulsos por canal.

de ciclos similar al utilizado para la digitalización de estiramiento y tensión. Dividiendo el número de potenciales de acción en cada casilla por la duración de esta y por el número de ciclos analizados se obtiene la función de densidad de probabilidad de aparición de impulsos a un intervalo de tiempo determinado del comienzo del estímulo (MATTHEWS y STEIN, 1969 (a)). El discriminador de impulsos utilizado era regulable de forma continua entre  $\pm 0,1$  V y  $\pm 10$  V. El error en la determinación de la duración de la casilla era menor de 10 microsegundos para frecuencias superiores a 0,5 Hz y menor de 1 milisegundo para frecuencias inferiores.

## 1.- OBTENCION DE LAS FUNCIONES DESCRIPTIVAS.

La utilización de señales periódicas en el análisis experimental requiere disponer de alguna forma de transformación de los datos obtenidos de la manera descrita anteriormente y poderlos expresar como funciones sinusoidales. Se trata pues de un problema de interpolación trigonométrica para cuya resolución hemos recurrido a representar los datos mediante aproximación de las funciones obtenidas a series de Fourier. Puesto que el desarrollo "in extenso" del tema se puede encontrar en cualquier tratado de Análisis Matemático y Numérico (véase HSU HWEI, 1973 ; PUIG ADAM, 1967, REY PASTOR, PI CALLEJA, y TREJO, 1959; SCHEID, 1972; etc) nos limitaremos aquí a señalar algunos de los puntos básicos para su justificación, en forma de breve resumen.

Se denominará función periódica de periodo  $T$  a toda función  $f(t)$  para la cual se cumpla para todo  $t$

$$f(t) = f(t + nT) \quad , n = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$$

En general interesa representar las funciones periódicas mediante una serie de la forma:

$$f(t) = \sum_i c_i f_i(t)$$

a la cual se le exigen las condiciones:

1.- Condición esencial: que la serie sea convergente y converga hacia la función que deseamos representar mediante la serie (función generatriz), es decir que exista  $N$ , tal que para  $\epsilon > 0$  y arbitrario sea:

$$\left| f(t) - \sum_{i=1}^{i=n} c_i f_i(t) \right| \leq \epsilon, \text{ para } n < N$$

2.- Condiciones deseables: que el conjunto de funciones  $f_i(t)$  sean ortonormales en un intervalo infinito, es decir:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} f_i(t) f_j(t) dt = \begin{cases} 1 & \text{si } i=j \\ 0 & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

y naturalmente que las funciones  $f_i(t)$  sean, analíticamente, lo más sencillas posible.

Aplicando lo que acabamos de ver a una función periódica encontraremos que una función de esa forma de periodo  $T$  puede ser representada mediante una suma de componentes sinusoidales llamada Serie de Fourier tal como:

$$f(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \cos n\omega t + b_n \sin n\omega t)$$

donde:

$$\omega = \frac{2\pi}{T}$$

Las condiciones suficientes, no

siempre necesarias, para que la serie de Fourier sea convergente y converga hacia la función generatriz se conocen como condiciones de Dirichlet y son:

- i.- que la función generatriz tenga un número finito de discontinuidades en un periodo.
- ii.- que la función generatriz tenga un número finito de máximos y mínimos en un periodo
- iii.- que la integral del valor absoluto de la función en un periodo tenga un valor finito, es decir:

$$\int_0^{t+T} |f(t)| dt < L, \text{ para } L \text{ tan grande como se desee.}$$

En general, las funciones experimentales con que trabajamos cumplen estas condiciones con lo que se cumple la condición esencial, respecto a las deseables las funciones seno y coseno son ortonormales y ortogonales y relativamente sencillas.

El problema de la expresión de una función en serie de Fourier se reduce a la evaluación de los coeficientes  $a_n$  y  $b_n$  en la expresión de la serie. Para ello multiplicamos los dos miembros de la expresión por  $\cos n\omega t$  e integrando entre  $-\frac{T}{2}$  y  $\frac{T}{2}$  obtenemos:

$$\int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} f(t) \cos m\omega t \, dt = -\frac{1}{2} a \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} \cos m\omega t \, dt +$$

$$+ \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} \left[ \sum_{n=1}^{\infty} a_n \cos n\omega t \right] \cos m\omega t \, dt$$

$$+ \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} \left[ \sum_{n=1}^{\infty} b_n \sin n\omega t \right] \cos m\omega t \, dt$$

e intercambiando el orden del sumatorio e integral y teniendo en cuenta que se trata de funciones ortogonales obtenemos:

$$\int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} f(t) \cos m\omega t \, dt = \frac{T}{2} a_m$$

por lo tanto :

$$a_m = \frac{2}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} f(t) \cos m\omega t \, dt$$



análogamente pero multiplicando por  $\sin m\omega t$  e integrando y simplificando se llega a obtener para los coeficientes en  $b$

$$b_m = \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} f(t) \sin m\omega t \, dt$$

No es necesario que el intervalo de integración sea simétrico alrededor del origen ya que si la función es periódica :

$$\int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} f(t) \, dt = \int_{a-\frac{T}{2}}^{a+\frac{T}{2}} f(t) \, dt$$

y basta pues con tomar la integral sobre un periodo completo.

Una de las ventajas de la serie de Fourier en algunos cálculos es la posibilidad de expresarla en forma compleja mediante la identidad de Euler y con lo cual se simplifican los cálculos. A lo largo de este trabajo se expresarán, para mayor facilidad en cálculos etc.. las series de Fourier en algunas formas semejantes, básicamente las tres que se indican:

1.- como ya hemos visto:

$$f(t) = \frac{1}{2} a_0 + \sum_{n=1}^{\infty} a_n \cos n\omega t + b_n \sin n\omega t$$

con:

$$a_0 = \frac{1}{T} \int_0^T f(t) dt$$

$$a_n = \frac{2}{T} \int_0^T f(t) \cos n\omega t dt$$

$$b_n = \frac{2}{T} \int_0^T f(t) \sin n\omega t dt$$

$$b_n = \frac{2}{T} \int_0^T f(t) \sin n\omega t dt$$

$$\omega = 2\pi / T$$

2.- o bien de forma más simple como:

$$f(t) = \sum_{n=0}^{\infty} R_n \cos (n\omega t - \Phi_n)$$

con:

$$R_n = \sqrt{a_n^2 + b_n^2}$$

$$\Phi_n = \arctan \left( -\frac{b_n}{a_n} \right)$$

3.- o finalmente en forma compleja como:

$$f(t) = \sum_{n=-\infty}^{\infty} C_n e^{jn\omega t}$$

$$C_n = \frac{1}{2} (a_n - jb_n) \quad , \quad y \quad C_{-n} = \bar{C}_n \quad \text{donde } \bar{C}_n \text{ es el complejo conjugado de } C_n$$

gado de  $C_n$

En nuestro caso y dado que  $f(t)$  viene dada experimentalmente en forma de tabla, el cálculo de las integrales que definen los coeficientes de la Serie se realizará mediante integración numérica aproximando las integrales por sumas. Disponemos para ello de  $2n$  valores de ordenadas, de abscisas equidistantes distribuidas en el intervalo  $0, 2\pi$  de forma que:

$$X_1 = \frac{\pi}{n}, \quad X_2 = \frac{2\pi}{n}, \quad \dots, \quad X_{2n} = 2\pi$$

siendo el valor de los incrementos correspondientes:

$$\Delta X = \frac{\pi}{n}$$

El problema que nos ocupa es de determinar los coeficientes  $a_n$  y  $b_n$  de la serie de Fourier que representa a la función experimental expresada como arriba se indica y que son precisamente los que se obtienen al determinar los coeficientes de un polinomio trigonométrico de la forma:

$$P(x) = \frac{1}{2} a_0 + \sum_{i=1}^{n-1} (a_i \cos ix + b_i \operatorname{sen} ix) + a_n \cos nx$$

de forma que posea para cada  $x_j$  las mismas ordenadas  $y_j$  que la curva dada, es decir que cumpla el sistema de  $2n$  ecuaciones:

$$\frac{1}{2} a_0 + \sum_{i=1}^{n-1} (a_i \cos ix_j + b_i \operatorname{sen} ix_j) + a_n \cos nx_j = y_j$$

con  $j = 1, 2, 3, \dots, 2n$ .

Multiplicando ambos miembros de cada ecuación por  $\cos ix_j$  y sumando, y teniendo en cuenta que la suma de proyecciones de vectores dispuestos en estrella regular es de resultante nula obtenemos:

$$n a_i = \sum_{j=1}^{2n} y_j \cos ix_j, \text{ de donde } a_i = 1/n \sum_{j=1}^{2n} y_j \cos ix_j$$

y puesto que :

$$x_j = j \pi / n$$

tendremos definitivamente:

$$a_i = 1/n \sum_{j=1}^{2n} y_j \cos ij\pi/n, \quad i = 0, 1, 2, \dots, n$$

análogamente pero multiplicando por  $\sin ix_j$  y sumando se obtiene

$$b_i = 1/n \sum_{j=1}^{2n} y_j \sin ij\pi/n, \quad i = 0, 1, 2, \dots, n$$

que serán las ecuaciones que aplicamos para calcular los coeficientes de la serie sustituyendo las  $y_j$  por su valor que conocemos.

Al aproximar la función experimental mediante una serie finita del tipo como la expuesta  $S_n$  introduciremos un error de la forma :

$$f(t) = S_n(t) + e_n(t), \text{ es decir}$$

y por tanto :

$$e_n(t) = f(t) - S_n(t)$$

si definimos el error cuadrático medio como:

$$E_n = \frac{1}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} [e_n(t)]^2 dt$$

y sustituyendo obtenemos para el error cuadrático medio la forma

$$E_n = \frac{1}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} [f(t) - S_n(t)]^2 dt$$

Es posible demostrar que el error cuadrático medio así obtenido resulta ser mínimo coincidiendo por tanto la aproximación de los  $n$  primeros armónicos de la serie de Fourier con la del polinomio mínimo cuadrático de ajuste a la función experimental. El resultado es interesante puesto que se equipara así la aproximación obtenida con la regresión mínimo cuadrática de uso frecuente en estadística biológica y con la que el fisiólogo está mas habituado. En este sentido y para poder estimar la bondad del ajuste obtenido conviene estudiar el valor de la dispersión de la serie obtenida y que vendrá dado por:

$$s^2 = \frac{1}{2} \sum_{n=1}^{\infty} a_n^2 + b_n^2 = \frac{1}{2} \sum_{n=1}^{\infty} R_n^2$$

Puesto que, habitualmente, utilizaremos tan sólo el primer armónico de la serie como aproximación al valor experimental interesa disponer de algún parámetro que informe de hasta que punto se pueden despreciar los armónicos de orden superior. Para ello utilizaremos con ROSENTHAL, McKEAN, ROBERTS y TERZUOLO (1970) el valor de la distorsión armónica que se define como:

$$DA = \frac{\sqrt{\sum_{n=2}^{n=10} a_n^2 + b_n^2}}{a_1^2 + b_1^2}$$

## 2.- PROGRAMACION

Los resultados obtenidos en forma digital a partir de los registros realizados en el curso de los experimentos se perforaban en tarjetas para ser utilizados como datos de entrada al ordenador IBM 360/65 del Centro de Cálculo de la Universidad Complutense. El tratamiento de estos se ha realizado mediante un programa escrito en lenguaje FORTRAN IV (nivel H) que hemos creado y cuya salida de datos incluía la obtención de los siguientes resultados:

- a) datos de identificación y control del experimento
- b) transformación de los datos de entrada que se introducían como cuentas por canal del DIDAC en los valores reales correspondientes: milímetros de estiramiento, miligramos de tensión e impulsos por segundo.
- c) valor medio de la serie (coeficiente  $a_0$ ) y coeficientes en coseno y seno para los diez primeros armónicos.
- d) amplitud y fase en radianes para los diez primeros armónicos
- e) distorsión armónica
- f) valores estimados para la serie original mediante aproximación al primer armónico
- g) ganancia en decibelios, desfase en radianes y sensibilidad para cada uno de los diez primeros armónicos de la serie

En las siguientes páginas se ofrece el listado del programa tal como se obtiene en la impresora de salida.

Se observará que faltan las sentencias de formato correspondientes a la lectura de los datos de entrada puesto que para mayor versatilidad del programa estas se indican en tiempo objeto mediante los parámetros IFRMTP, IFRMTE e IFRMTT.

El programa principal se ha denuminado BODE y en su realización se efectúa la llamada a tres subrutinas que denominamos ESCALX, FOURX y GAINYZ. Las sentencias de comentarios situadas al comienzo de cada una de ellas indican claramente cual es su función respectiva.

El programa aunque es relativamente largo no presenta complejidad de ningún tipo y lo único de interés quizás sea el algoritmo utilizado para el cálculo de los coeficientes de la serie de Fourier realizado a base de la ejecución de un par de DO anidados mediante los cuales se logra dar valores a los subíndices i y j de las fórmulas utilizadas para su evaluación.

El resto de los cálculos se deduce fácilmente de la ejecución secuencial de las sentencias de programación.



LEVEL 21

BODE

DATE = 75038

20/14/40

C ESTE PROGRAMA GOBIERNA EL USO DE LAS SUBROUTINAS ESCALX  
C FOURX  
C GAINYZ  
C Y PROVEE DE LAS SENTENCIAS DE DIMENSION LECTURA Y ESCRITURA  
C AL OBJETO DE OBTENER LOS RESULTADOS NECESARIOS PARA EL ANA-  
C LISIS EN FRECUENCIA A PARTIR DE LA REPRESENTACION DE BODE  
C

DIMENSION EXPER(20), IFRMTP(20), IFRMTE(20), IFRMTT(20)  
DIMENSION SERIEP(100), ESTIMP(100),  
\*ACCOSP(50), BCSINP(50), RAMPLP(50), FFASEP(50)  
— DIMENSION SERIEE(100), ESTIME(100),  
\*ACCOSE(50), BCSINE(50), RAMPLE(50), FFASEE(50)  
DIMENSION SERIET(100), ESTIMT(100),  
\*ACCCOST(50), BCSINT(50), RAMPLT(50), FFASET(50)  
DIMENSION SENSP(50), GANNPE(50), FASEPE(50)  
DIMENSION SENSPT(50), GANNPT(50), FASEPT(50)  
DIMENSION SENSTE(50), GANNTE(50), FASETE(50)  
DIMENSION NOCICP(50), NOCICE(50), NOCICT(50)  
DIMENSION TAMCAS(50), ATENES(50), ATENTE(50)  
DIMENSION NTERMP(50), NTERME(50), NTERMT(50)  
EQUIVALENCE (EXPER(1), IFRMTP(1), IFRMTE(1), IFRMTT(1))  
EQUIVALENCE (SERIEP(1), SERIEE(1), SERIET(1)),  
\*(ESTIMP(1), ESTIME(1), ESTIMT(1))  
EQUIVALENCE (ACCOSP(1), ACCOSE(1), ACCOST(1)),  
\*(BCSINP(1), BCSINE(1), BCSINT(1)),  
\*(SENSP(1), SENSPT(1), SENSTE(1)),  
\*(GANNPE(1), GANNPT(1), GANNTE(1)),  
\*(FASEPE(1), FASEPT(1), FASETE(1))  
INTEGER GRUPOS  
PI=ARCCS(-1.)

C LECTURA DE LOS PARAMETROS DE IDENTIFICACION Y ESCALA USADOS  
C EN EL EXPERIMENTO  
C

1 READ(5,100,END=10) (EXPER(I), I=1,20)  
WRITE(6,101) (EXPER(I), I=1,20)  
N=0  
READ(5,102) GRUPOS  
L=GRUPOS  
READ(5,104) (TAMCAS(I), I=1,L)  
READ(5,111) (NCCICP(I), I=1,L)  
READ(5,111) (NCCICE(I), I=1,L)  
READ(5,111) (NCCICT(I), I=1,L)  
READ(5,112) (NTERMP(I), I=1,L)  
READ(5,112) (NTERME(I), I=1,L)  
READ(5,112) (NTERMT(I), I=1,L)  
READ(5,113) (ATENES(I), I=1,L)  
READ(5,113) (ATENTE(I), I=1,L)

C N TOMA EL VALOR CORRESPONDIENTE AL NUMERO DE ORDEN DEL GRUPO  
C CUYO ANALISIS SE VA A EJECUTAR  
C

2 N=N+1

C ANALISIS DE LA SERIE CORRESPONDIENTE A FRECUENCIA DE DESCARGA  
C

LI=NTERMP(N)  
IF (LI.LE.0) GO TO 3

```

L12=L1/2
FRECES=10.**6/(TAMCAS(N)*20.)
WRITE(6,103) FRECES
WRITE (6,105)
READ(5,100) (IFRMTP(I),I=1,20)
READ(5,IFRMTP) (SERIEP(I),I=1,L1)
CTEP= 10.**6
CICLOP=NCCICP(N)
CASLLA=TAMCAS(N)
CALL ESCALX (L1,SERIEP,CTEP,CICLOP,CASLLA)
CALL FCURX (L1,L12,PI,SERIEP,AOMEDP,ACCOSP,BCSING,RAMPLP,FFASEP,
* ESTIMP,DISTRP)

```

ANALISIS DE LA SERIE CORRESPONDIENTE A ESTIRAMIENTO UTILIZADO

```

3 L2=ENTERME(N)
IF (L2.LE.0) GO TO 4
L22=L2/2
IF (L1.EQ.0) FRECES=N
WRITE(6,103) FRECES
WRITE(6,106)
READ(5,100) (IFRMTE(I),I=1,20)
READ(5,IFRMTE) (SERIEE(I),I=1,L2)
CTEE= 0.846667/2
CICLOE=NCCICE(N)
ATTENE=ATENES(N)
CALL ESCALX (L2,SERIEE,CTEE,CICLOE,ATTENE)
CALL FCURX (L2,L22,PI,SERIEE,AOMEDE,ACCOSE,BCSINE,RAMPLE,FFASEE,
* ESTIME,DISTRE)

```

ANALISIS DE LA SERIE CORRESPONDIENTE A TENSION PASIVA OBTENIDA

```

4 L3=ENTERMT(N)
IF (L3.LE.0) GO TO 5
L32=L3/2
IF (L1.EQ.0) FRECES=N
WRITE(6,103) FRECES
WRITE(6,107)
READ(5,100) (IFRMTT(I),I=1,20)
READ (5,IFRMTT) (SERIET(I),I=1,L3)
CTET= 0.5
CICLOT=NCCIOT(N)
ATTENT=ATENTE(N)
CALL ESCALX (L3,SERIET,CTET,CICLOT,ATTENT)
CALL FCURX (L3,L32,PI,SERIET,AOMEDT,ACCOST,BCSINT,RAMPLT,FFASET,
* ESTIMT,DISTR)

```

5 CONTINUE

CALCULO DE LOS RESULTADOS DE GANANCIA Y FASE PARA EL GRUPO

```

WRITE(6,103) FRECES
IF ((L1.LE.0).OR.(L2.LE.0)) GO TO 6
K2=MINO(L1,L2)/2
WRITE(6,108)
CALL GAINYZ (K2,RAMPLP,FFASEP,RAMPLE,FFASEE,SENSPE,GANNPE,FASEPE)
6 IF ((L1.LE.0).OR.(L3.LE.0)) GO TO 7
K2=MINO(L1,L3)/2
WRITE(6,109)

```

LEVEL 21

BODE

DATE = 75038

20/14/40

CALL GAINYZ (K2,RAMPLP,FFASEP,RAMPLT,FFASET,SENSPT,GANNPT,FASEPT)

7 IF ((L2.LE.0).OR.(L3.LE.0)) GO TO 8

K2=MINO(L2,L3)/2

WRITE(6,110)

CALL GAINYZ (K2,RAMPLT,FFASET,RAMPLE,FFASEE,SENSTE,GANNTE,FASETE)

8 CONTINUE

SE COMPARA EL VALOR DE N CON EL TOTAL DE GRUPOS Y SE DECIDE SI  
SE HA DE PASAR A LECTURA DE DATOS DE EL GRUPO O DEL EXPERIMENTO  
SIGUIENTE

IF ((GRUPOS-N).EQ.0) GO TO 1

GO TO 2

100 FORMAT (20A4)

101 FORMAT (1H1,//////////,26X,20A4)

102 FORMAT (13)

103 FORMAT (1H1,31H FRECUENCIA DE ESTIMULACION ,F10.4,9H PERZIOS)

104 FORMAT (1CF8.0)

105 FORMAT (1HC,5CX,46HFRECUENCIA DE DESCARGA EN IMPULSCS POR SEGUNDO)

106 FORMAT (1HC,71X,29HESTIRAMIENTO EN MILIMETROS)

107 FORMAT (1HC,8CX,21HTENSION EN MILIGRAMOS)

108 FORMAT (1HC,30X,67HGANANCIA Y FASE ENTRADA ESTIRAMIENTO,SALIDA FR  
\*ECUENCIA DE DESCARGA,///)

109 FORMAT (1HC,30X,67HGANANCIA Y FASE ENTRADA TENSION Y SALIDA FREC  
\*UENCIA DE DESCARGA ,///)

110 FORMAT (1HC,3CX,66HGANANCIA Y FASE ENTRADA ESTIRAMIENTO Y SALIDA  
\*TENSION PASIVA ,///)

111 FORMAT (2CI3)

112 FORMAT (4OI2)

113 FORMAT (4CF2.0)

10 STOP

END

LEVEL 21

ESCALX

DATE = 75038

20/14/40

SUBROUTINE ESCALX (M,SERIEX,CTEX,CICLOS,ATOCAS)

ESTA SUBROUTINA OBTIENE EN IMPULSOS POR SEGUNDO MILIMETROS Y

MILIGRAMOS LOS VALORES DE LAS SERIES DE FRECUENCIA DE DES-

CARGA ESTIRAMIENTO Y TENSION RESPECTIVAMENTE A PARTIR DE LOS

VALORES PERFORADOS COMO CUENTAS POR CANAL

DIMENSION SERIEX (M)

REAL MENCRX

MENCRX=SERIEX(1)

DO 70 I=2,M

IF(MENCRX.GT.SERIEX(I)) MENCRX=SERIEX(I)

70 CONTINUE

FCTRES=CTEX/(CICLOS\*ATOCAS)

DO 71 I=1,M

SERIEX(I)=(SERIEX(I)-MENCRX)\*FCTRES

71 CONTINUE

RETURN

END

LEVEL 21

FOURX

DATE = 75038

20/14/40

SUBROUTINE FOURX (K,K2,PI,SERIEX,AOMEDX,ACCCSX,BCSINX,RAMPLX,  
\* FFASEX,ESTIMX,DISTRX)

ESTA SUBRTINA CALCULA LOS COEFICIENTES EN COSENO Y SENOS, AMPLITUD, FA  
DISTORSION ARMONICA Y VALORES ESTIMADOS POR APROXIMACION DEL PRIMER  
ARMONICO DE LA SERIE TEMPORAL X DE K TERMINOS MEDIANTE AJUSTE A UNA  
SERIE DE FOURIER HASTA EL K2 ESIMO ARMONICO  
EL NUMERO DE TERMINOS DE LA SERIE ORIGINAL DEBE SER PAR Y CORRESPONDER  
A VALORES DE ORDENADAS DE ABCISAS EQUIDISTANTES

DIMENSION SERIEX(K),ACCCSX(K2),BCSINX(K2),RAMPLX(K2),FFASEX(K2),  
\* ESTIMX(K)

CALCULO DEL VALOR MEDIO DE LA SERIE COEFICIENTE AO

AOMEDX=C.

DO 90 I=1,K

AOMEDX=AOMEDX+SERIEX(I)

90 CONTINUE

AOMEDX=AOMEDX/K

CALCULO DE LOS K2 COEFICIENTES EN COSENO Y SENOS	ACCCSX Y BCSINX
CALCULO DE LAS K2 AMPLITUDES DE CADA ARMONICO	RAMPLX
CALCULO DE LAS K2 FASES DE CADA ARMONICO	FFASEX EN RAD

DO 92 J=1,K2

ACCCSX(J)=0.

BCSINX(J)=0.

DO 91 I=1,K

ARCO=I\*PI/K2

ACCCSX(J)=ACCCSX(J)+COS(ARCO)\*SERIEX(I)

BCSINX(J)=BCSINX(J)+SIN(ARCO)\*SERIEX(I)

91 CONTINUE

ACCCSX(J)=ACCCSX(J)/K2

BCSINX(J)=BCSINX(J)/K2

RAMPLX(J)=SQRT(ACCCSX(J)\*\*2+BCSINX(J)\*\*2)

IF(ABS(BCSINX(J))+ABS(ACCCSX(J))) 99,99,99

98 FFASEX(J)=0.

GO TO 92

99 FFASEX(J)=ATAN2(BCSINX(J),ACCCSX(J))

IF(FFASEX(J).LT.0.) FFASEX(J)=FFASEX(J)+2.\*PI

92 CONTINUE

CALCULO DE LOS VALORES ESTIMADOS DE LA SERIE APROXIMADA MEDIANTE  
EL PRIMER ARMONICO ESTIMX

DO 93 I=1,K

ARCO=I\*PI/K2-FFASEX(1)

ESTIMX(I)=RAMPLX(1)\*COS(ARCO)+AOMEDX

93 CONTINUE

CALCULO DE LA DISTORSION ARMONICA DE LA SERIE APROXIMADA DISTRX

SUMAMP=C.

DO 94 J=2,K2

SUMAMP=SUMAMP+ACCCSX(J)\*\*2+BCSINX(J)\*\*2

94 CONTINUE

DISTRX=SQRT(SUMAMP)/(ACCCSX(1)\*\*2+BCSINX(1)\*\*2)

C  
C SENTENCIAS DE ESCRITURA DE LOS DATOS OBTENIDOS

WRITE(6,900) ACMEDX,DISTRX

WRITE(6,901) (I,SERIEX(I),ESTIMX(I),ACOSX(I),BCSINX(I),RAMPLX(I),  
\*FFASEX(I),I=1,K2)

K3=K2+1

WRITE(6,902) (I,SERIEX(I),ESTIMX(I),I=K3,K)

900 FORMAT (////24H VALOR MEDIO DE LA SERIE,F10.3,15X,21HDISTORSION

\*ARMONICA,F9.5,//6H I \*,4X,12HVALOR REAL ,4X,1H\*,4X,14HVALOR EST

\*IMADD,2X,1H\*,4X,12HCOEF COS A ,4X,1H\*,4X,12HCOEF SEN B ,4X,1H\*,

\*4X,12HAMPLITUD R ,4X,1H\*,4X,13HFASE RADIANTES,3X,1H\*)

901 FORMAT ((1HC,I3,2H \*,6(F16.5,4X,1H\*))

902 FORMAT ((1HO,I3,2H \*,2(F16.5,4X,1H\*))

RETURN

END

```

SUBROUTINE GAINYZ (K2,RAMPLY,FFASEY,RAMPLZ,FFASEZ,SENSYZ,GANNYZ,
*      FASEYZ)
C  ESTA SUBROUTINA CALCULA SENSIBILIDAD,GANANCIA Y FASE DE CADA UNO DE
C  LOS K2 ARMONICOS OBTENIDOS POR LA SUBROUTINA FOURX PARA LAS SERIES
C  DE K TERMINOS Z E Y. CONSIDERANDO COMO SENAL DE ENTRADA LA SERIE
C  Z Y COMO SENAL DE SALIDA LA SERIE Y
C
DIMENSION RAMPLY(K2),RAMPLZ(K2),FFASEY(K2),FFASEZ(K2),SENSYZ(K2),
*      GANNYZ(K2),FASEYZ(K2)
DO 80 J=1,K2
SENSYZ(J)=RAMPLY(J)/RAMPLZ(J)
GANNYZ(J)=20*ALOG10(SENSYZ(J))
FASEYZ(J)=FFASEZ(J)-FFASEY(J)
80 CONTINUE
C
C  SENTENCIAS DE ESCRITURA DE LOS DATOS OBTENIDOS
C
WRITE(6,800)
WRITE(6,801) (J,SENSYZ(J),GANNYZ(J),FASEYZ(J),J=1,K2)
800 FORMAT (///6H I *,14H SENSIBILIDAD,25X,1H*,21H GANANCIA DECIBE
* LICS,18X,1H*,19H DESFASE RADIANTES,20X,1H*)
801 FORMAT ((1H.,13,2H *,3(12X,F16.5,11X,1H*)))
RETURN
END

```

SECCION QUINTA

RESULTADOS



## C A P I T U L O   I

### IDENTIFICACION DEL RECEPTOR

El primer paso en el análisis de cada experimento ha sido identificar la descarga registrada y atribuirle a un tipo determinado de terminación sensorial, posteriormente se analizaba el margen de trabajo de la terminación cuya descarga se registraba. Solamente después de esto se pasaba al análisis en frecuencia propiamente dicho.

## 1.- REGISTRO DE ACTIVIDAD

### GLOBAL.

Como se ha índicado ya hemos utilizado dos técnicas de obtención de actividad sensorial ante el estiramiento, en ambas se registra la actividad eléctrica a nivel del nervio del músculo tenuissimus a una distancia de 0,5 a 1 cm. de su ingreso en este. Mediante la primera que denominamos registro de actividad global se obtienen una serie de potenciales de acción corespondientes a la descarga de las fibras nerviosas que se registra tras colocar el nervio íntegro sobre los electrodos sin ningún tipo de manipulación previa, excepto la eliminación cuidadosa del tejido conectivo laxo y grasa que lo rodean. El objetivo es obtener un registro claro de la mayor cantidad posible de fibras nerviosas, lo cual es relativamente fácil dada la delgadez del nervio. En algunos casos es posible hacer una estimación del número de fibras cuya actividad se registra basándose en las diferencias de amplitud de los potenciales de acción registrados debidas a las características morfofuncionales de las fibras y a su "situación eléctrica" respecto de los electrodos, aunque existe la posibilidad de sobrevalorar el número real de fibras dado que la coincidencia temporal en los potenciales de acción de dos o más de ellas puede dar lugar a un registro aparentemente único y de mayor amplitud que se puede tomar erróneamente como debido a otra fibra distinta. El problema más importante de este tipo de registro es que no es posible determinar

el tipo de fibra bajo registro lo cual le resta ciertamente un inte  
rés, que sin embargo, gana por otra parte, al permitir el estudio del  
flujo total de información que circula por el nervio.

Puesto que no se realiza ningún  
tipo de maniobra encaminada a eliminar el registro de actividad  
procedente de otras terminaciones no específicas en cuanto al es-  
tiramiento se refiere los datos obtenidos se tomarán utilizando co-  
mo referencia cero el nivel de descarga obtenida durante la ausen-  
cia de estiramiento provocado. Naturalmente el parámetro a tener en  
cuenta será la frecuencia media de descarga expresada como el núme-  
ro de potenciales de acción por unidad de tiempo, puesto que cual-  
quier análisis basado en mediciones entre impulsos sucesivos carecer  
ía de sentido.

En la figura 5.6 se puede observ  
var el aspecto de la descarga global registrada ante incrementos de  
la longitud muscular y la incorporación a la descarga de nuevas fi  
bras reclutadas y diferenciables por la amplitud de su descarga en  
el registro.

## 2.- ACTIVIDAD UNITARIA

El otro tipo de registro utilizado ha sido lo que denominamos actividad unitaria, para su obtención se disecaba el nervio y tras sección del epineuro y liberación de los fascículos de fibras nerviosas se situaban sobre los electrodos colocando fascículos cada vez más finos hasta obtener un registro limpio de cualquier tipo de descarga excepto de la correspondiente a una fibra única lo cual es relativamente fácil de apreciar debido a la uniformidad en la amplitud de cada uno de los impulsos registrados y en el caso de los husos musculares por la regularidad de la descarga en condiciones estáticas.

La comprobación e identificación del tipo de fibra registrada se investiga aplicando un estímulo en forma de escalón y estudiando la respuesta obtenida. Solamente se han aceptado para su análisis aquellos registros en que la descarga ante el estiramiento desaparecía con la contracción muscular obtenida mediante estimulación eléctrica directa del nervio.

La figura 5.1 muestra las respuestas de dos fibras sensoriales ante un estiramiento en forma de escalón. En las tres fotografías se presenta en la parte superior la descarga sensorial y en la inferior el registro de longitud muscular (incremento de longitud hacia arriba). Los registros marcados A y B son el mismo simplemente que en B se muestra con más detalle al cam

biar la base de tiempo del osciloscopio para apreciar mejor la fase inicial de la respuesta. En ambos casos es evidente el aumento de frecuencia de la descarga tras el aumento de longitud del músculo, precedido de un aumento bastante brusco, correspondiente a la fase inicial o en rampa del estiramiento. En C se muestra el resultado de un experimento similar para otra fibra distinta y que no mostraba actividad previa al estímulo. En este caso, aunque la respuesta al cambio de longitud es todavía más evidente falta el incremento brusco al comienzo de la descarga, manteniéndose esta en el mismo valor al comienzo y final del estiramiento, quizás debido a que el umbral para el receptor no se alcanzó hasta cerca del final del estiramiento.

La razón de la diferencia puede ser, sin embargo, otra. En efecto mientras que el primer tipo de respuesta se corresponde con el típico de las terminaciones primarias, el segundo es más parecido al descrito para las secundarias. El único criterio definitivo para su identificación será diferenciarlas por su velocidad de conducción, sin embargo el diseño experimental no lo permite puesto que la longitud útil de nervio impide cualquier medida razonablemente exacta. Es por esta razón por lo que nos referiremos a los resultados experimentales como procedentes de "actividad unitaria" utilizando expresamente una denominación un tanto ambigua y solamente se hará un intento de discriminación entre los dos tipos de fibras en el caso en que existe evidencia indirecta pero suficientemente clara para ello.

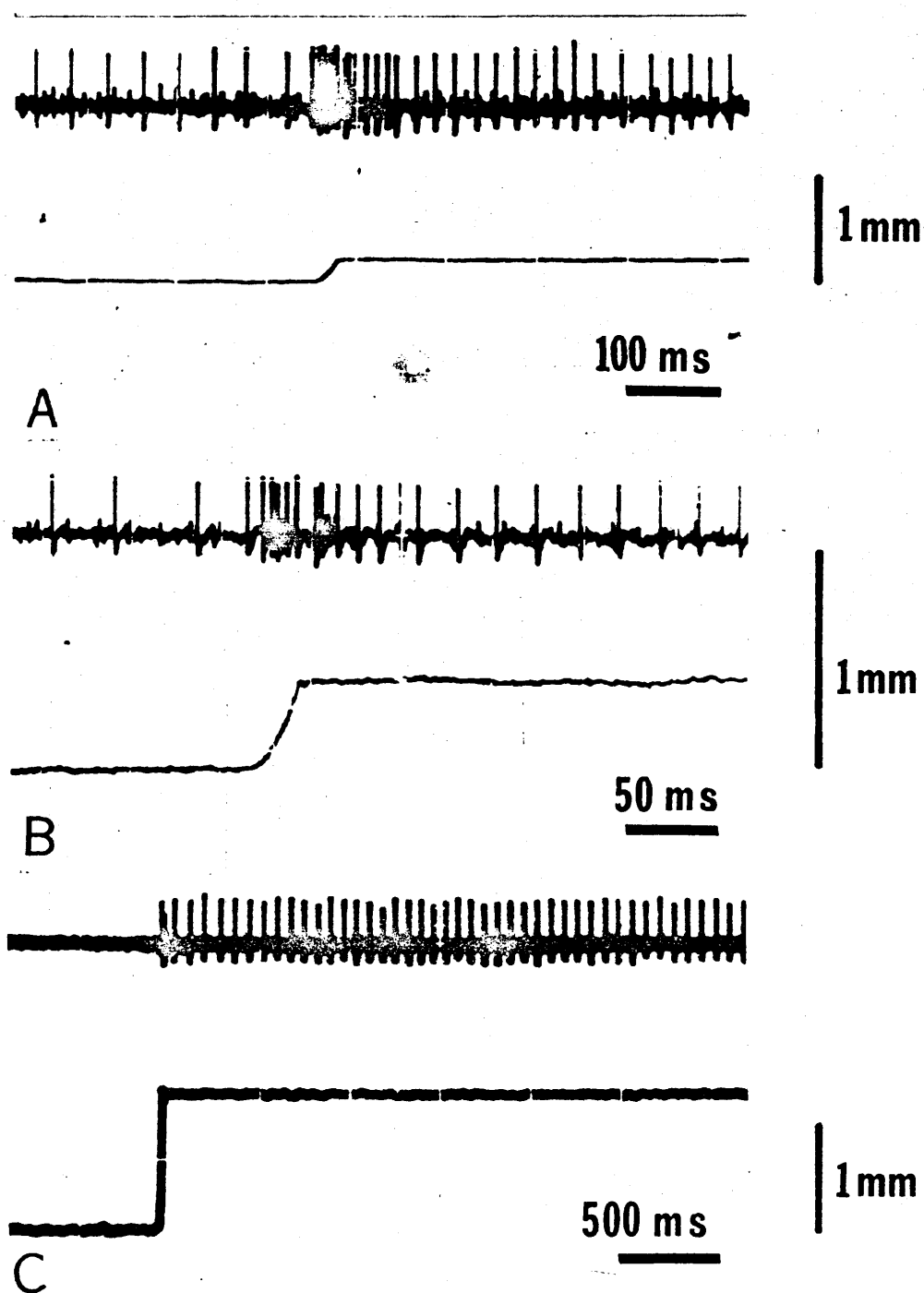


FIGURA 5.1.- RESPUESTA AL ESCALON REGISTRADA EN DOS FIBRAS SENSORIALES DISTINTAS.

A y B corresponden al mismo registro a dos velocidades de barrido. C corresponde a otra fibra distinta procedente del mismo musculo. Vease el texto.

En cualquier caso y dadas las ca racterísticas morfológicas y funcionales de las fibras procedentes de terminaciones primarias, es razonable suponer que los resultados que se obtendrán se referirán en su mayor parte a este tipo de fi- bras puesto que la técnica de registro utilizada tiende a incremen- tar grandemente la probabilidad de obtener registros de actividad de las fibras de mayor diámetro en detrimento de los correspondien- tes a fibras de menor diámetro.

Uno de los procedimientos indirec- tos de identificación a que nos referíamos antes y que ha sido uti- lizado para clasificar los dos tipos de terminaciones ha sido el estudio de la evolución del curso temporal de la respuesta ante un estiramiento en forma de rampa, medido a través de la frecuencia ins- tantánea de descarga y que se obtiene como la recíproca del interva- lo, en segundos, entre dos impulsos sucesivos. La figura 5.2. muestra los resultados obtenidos con este método aplicado a la descarga de una fibra correspondiente, aparentemente, a una terminación primaria. La estimulación se realizó mediante rampas de una amplitud total de un milímetro con una velocidad de estiramiento del orden de 2 mm/s. Se presenta la respuesta a tres rampas la primera de las cuales A se inicia a nivel de la longitud del músculo "in situ", la siguiente B a partir de la longitud alcanzada por la anterior y la última C a partir de la longitud alcanzada por la precedente. Cada punto cor- responde al intervalo entre dos impulsos sucesivos y su altura es proporcional a la recíproca de su duración que se expresa en forma

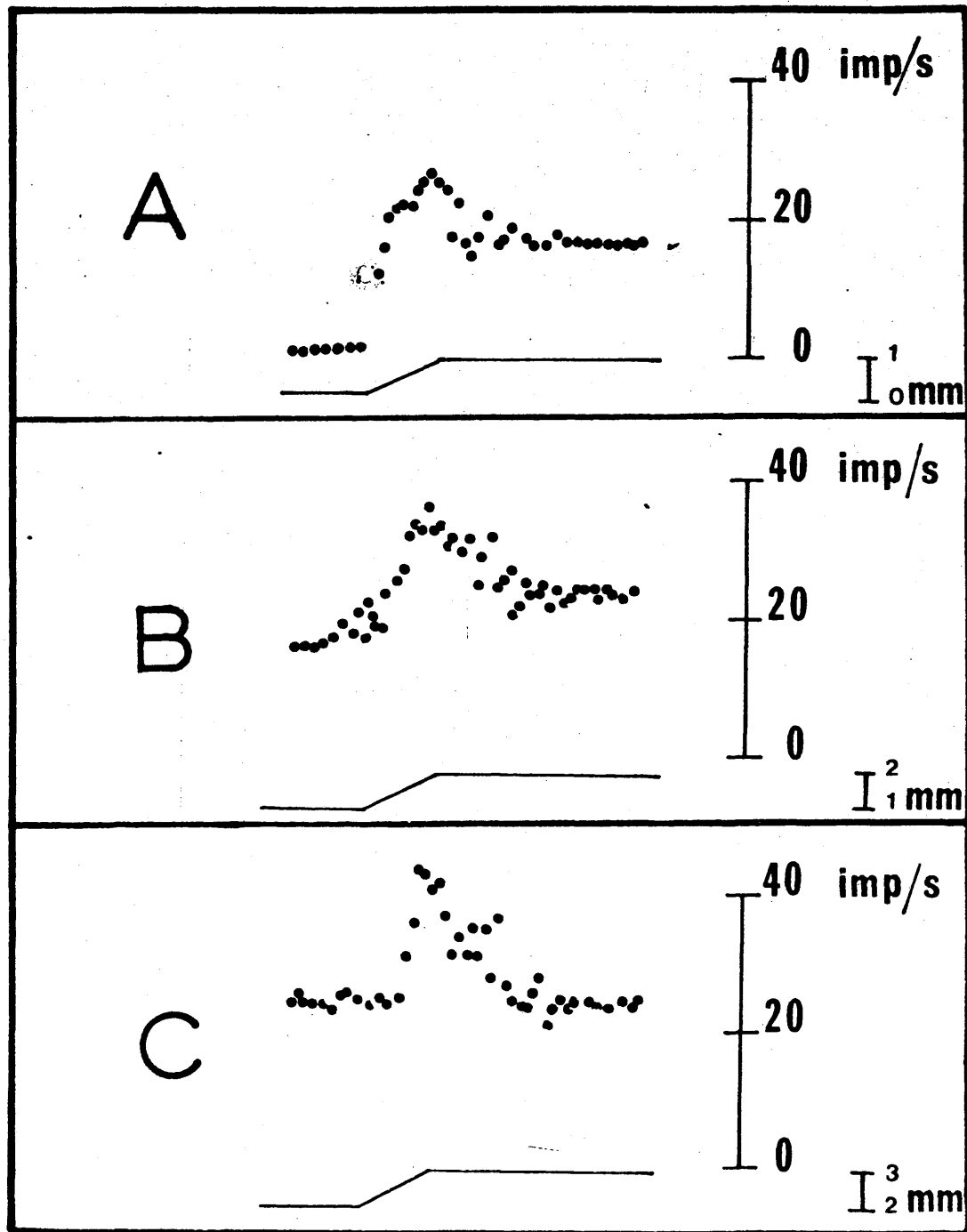


FIGURA 5.2.- EVOLUCION DE LA FRECUENCIA INSTANTANEA DE RESPUESTA DE UNA FIBRA SENSORIAL ANTE EL ESTIRAMIENTO EN RAMPA.

A,B,C, respuesta a tres rampas sucesivas originándose cada una de ellas en el nivel obtenido por la anterior. Véase explicación en el texto.



de impulsos por segundo.

Pese a la baja velocidad de estiramiento utilizada se evidencia una manifiesta sensibilidad a la velocidad, puesta de relieve por la diferencia entre los valores de frecuencia instantánea en la fase dinámica y estática del estiramiento. La mayor parte de las fibras analizadas (85%) presentaban este tipo de respuesta, mientras que en las restantes (15%) no se encuentran diferencias apreciables en las dos fases del estiramiento.

### 3.-MARGEN DE TRABAJO ESTATICO

Denominamos margen de trabajo estático del receptor la amplitud del intervalo de longitud, expresado en milímetros, dentro del cual un determinado incremento de longitud en el músculo se traduce en un incremento de la frecuencia de descarga de la fibra registrada, medida, al menos, 0,5 segundos después de finalizado el estiramiento.

La figura 5.3 presenta la relación entre frecuencia de descarga para actividad global en el nervio frente a incrementos sucesivos de la longitud de este. Se considera como longitud cero la medida "in situ" en el animal íntegro. Sobre este valor las cifras positivas indican aumento de la longitud y las negativas disminución de esta. La relación es casi rectilínea desde los -10 a los 30 mm. de longitud del músculo con una pendiente del orden de 9,4 imp./s./mm. El margen de trabajo para la actividad global es por tanto de unos 40 mm. lo que para una longitud del músculo de 10 cm. representa una respuesta sensorial para variaciones de la longitud de hasta el 40 % de esta, y que se si se considera como longitud muscular no la medida en situ sino aquella para la que la descarga sensorial es nula puede aceptarse un nivel de variación de longitud del orden del 45 % como aquella sobre la que se recibe información sensorial.

En la figura 5.4 se muestra, en

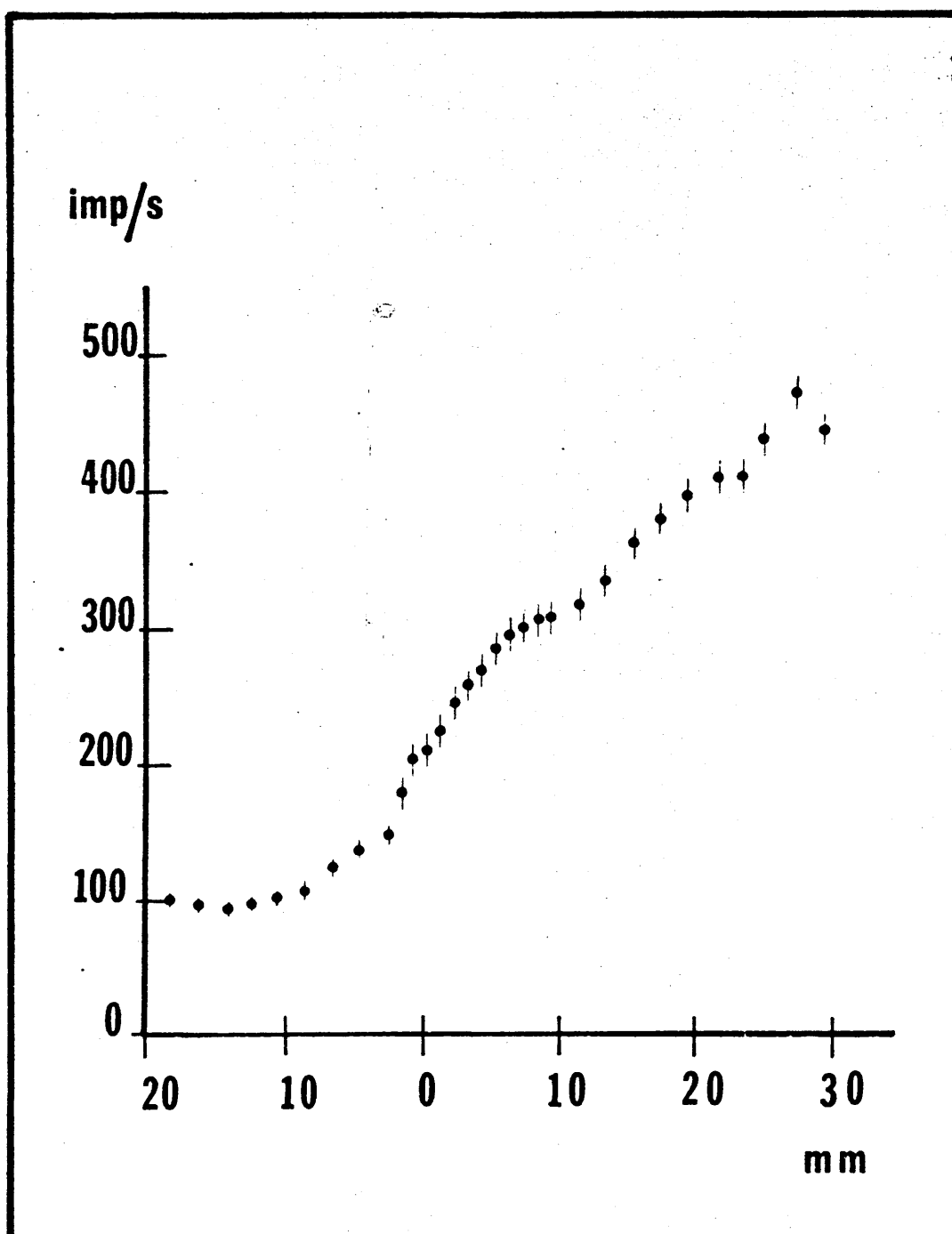


FIGURA 5.3.- RELACION ENTRE LA FRECUENCIA DE DESCARGA Y LA LONGITUD MUSCULAR PARA LA ACTIVIDAD GLOBAL.

En abscisas se representa la longitud muscular medida sobre el valor de la longitud muscular "in situ" y en ordenadas la frecuencia de descarga en impulsos por segundo para el total de actividad registrada en el nervio íntegro.

cambio el mismo tipo de resultados pero en el caso de un registro de fibra aislada. Notando la amplificación en la escala de longitud en las abscisas es evidente que en este caso el margen de trabajo se reduce a menos del 10 % de la longitud muscular, siendo la pendiente de la recta a la que es posible ajustar los resultados de 6,6 imp. por segundo y por milímetro que corresponde a la sensibilidad estática y que naturalmente es algo menor del obtenido para la actividad global y que por otra parte coincide con los datos disponibles en la literatura.

Es importante poder comparar los resultados obtenidos para actividad global y unitaria y con este objetivo se presenta en la figura 5.5 las dos gráficas anteriores con la misma escala. En A los datos correspondientes a actividad unitaria y en B los de actividad global. Estudiando detalladamente la forma de la curva correspondiente a la actividad global parece claro que el margen de trabajo se extiende a expensas del reclutamiento de nuevas unidades a partir del momento en que cada una de las que se incorpora se satura en su descarga. Así es posible, incluso establecer dentro de la curva el momento en que cada una de las unidades registradas va dejando de incrementar su frecuencia de descarga para mantenerse en un nivel constante y no modificable por el estiramiento adicional y que en la gráfica hemos representado por una línea discontinua. Que esta suposición es cierta lo demuestra la inspección del registro de la actividad eléctrica para cada valor de

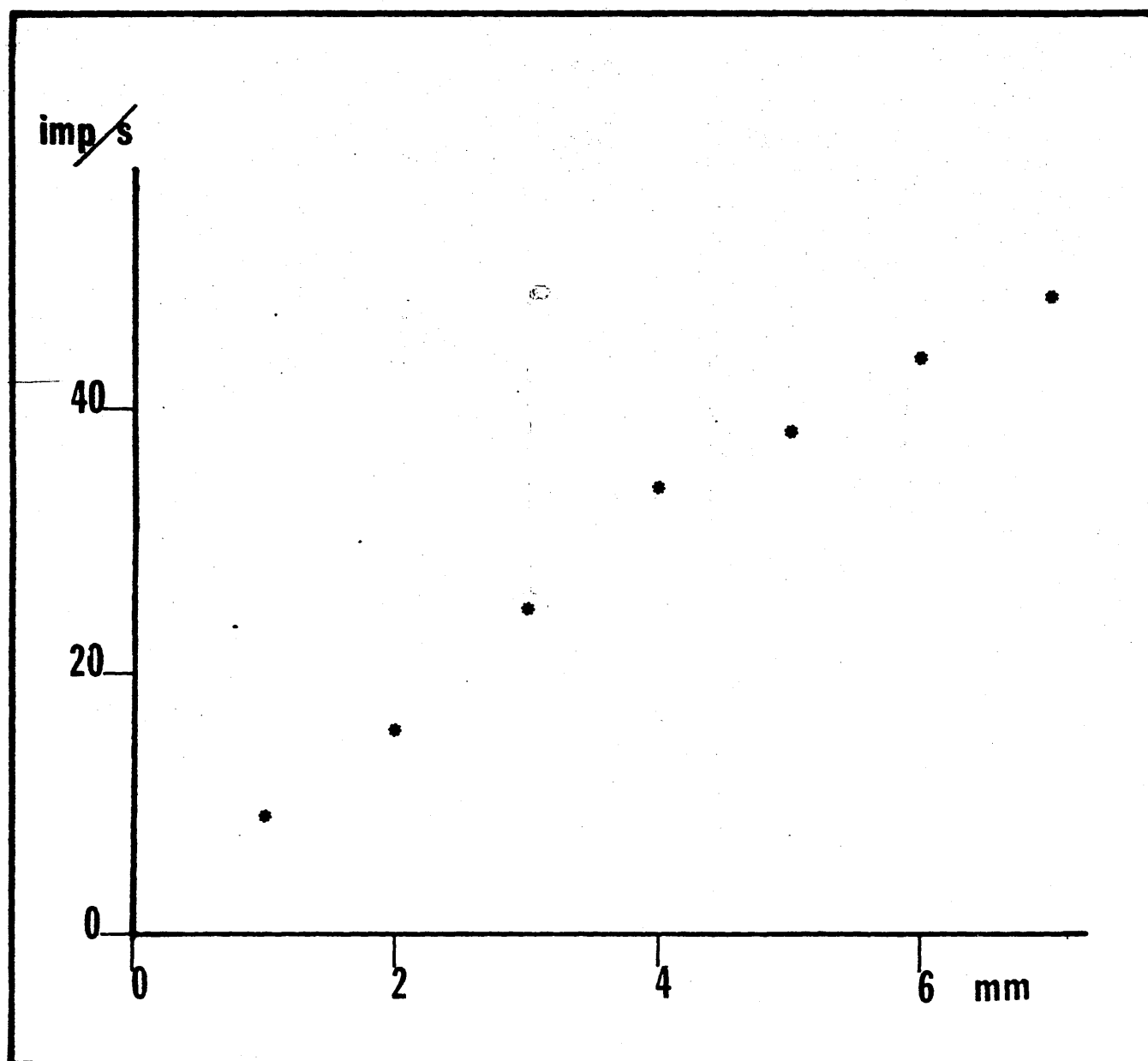


FIGURA 5.4 .- RELACION ENTRE FRECUENCIA DE DESCARGA Y LONGITUD MUSCULAR PARA UNA FIBRA AISLADA.

Abcisas longitud muscular, ordenadas frecuencia de descarga en impulsos por segundo. El origen de abcisas se toma para la longitud muscular medida "in situ".

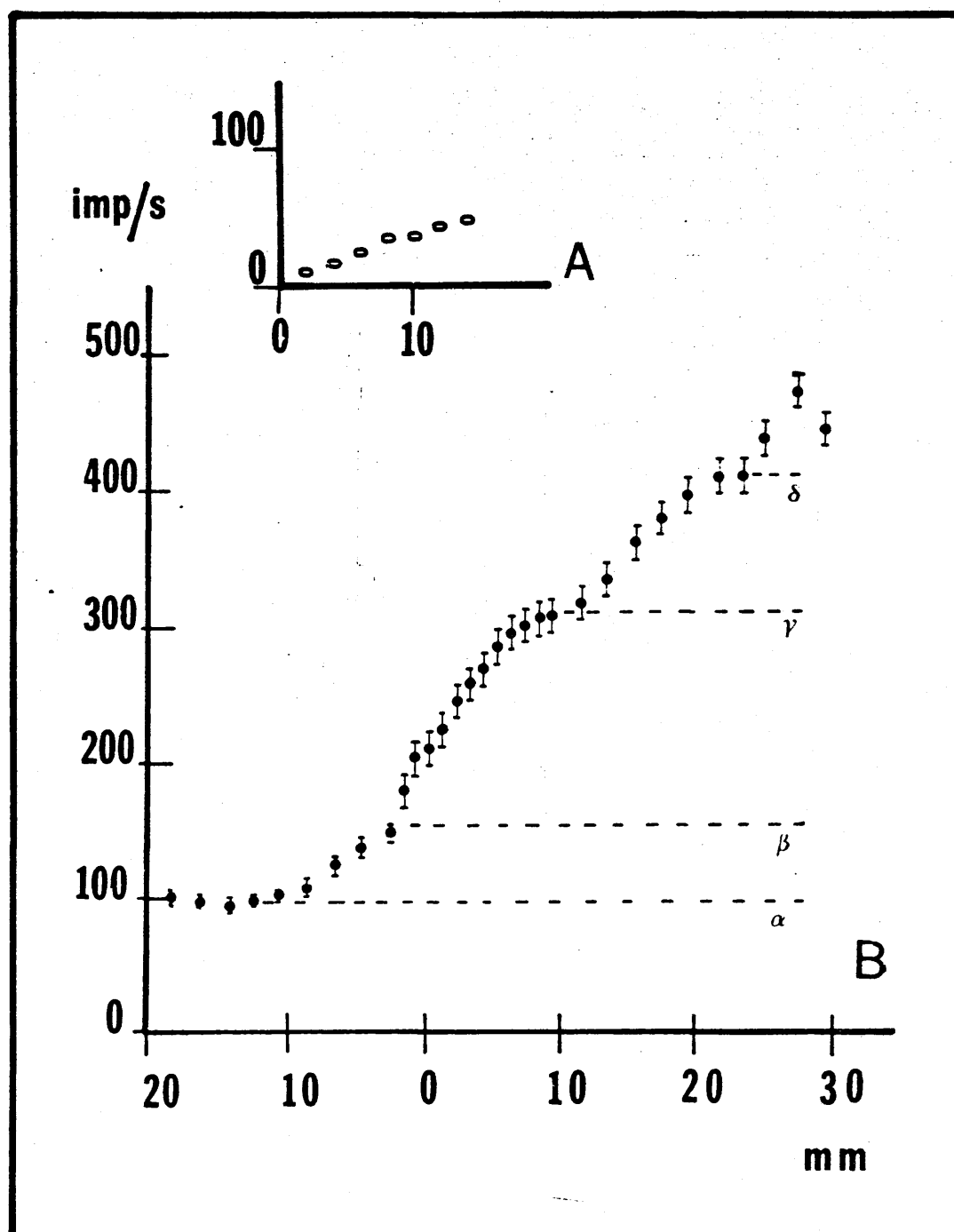


FIGURA 5.5.- DIFERENCIAS ENTRE LOS MARGENES DE TRABAJO PARA LA ACTIVIDAD UNITARIA Y GLOBAL.

A actividad unitaria. B actividad global. Las letras griegas corresponden a la identificación de las su puestas unidades reclutadas con el estiramiento.

longitud del músculo que se puede observar en la figura 5.6 en la que utilizando la misma denominación de la figura anterior se se<sup>ñ</sup>ala con flechas el momento en que se incorpora al registro cada nueva fibra. Puesto que registrando actividad global se incrementa considerablemente el margen de trabajo y por lo tanto la zona de proporcionalidad estímulo-respuesta no era descabellado esperar que también se incrementase el margen de linealidad ante el estiramiento sinusoidal y este razonamiento nos condujo al estudio de la función de respuesta en frecuencia con la actividad global. Más adelante se expondrán los resultados obtenidos con este tipo de análisis.

La diferencia de pendientes entre la actividad global y la unitaria indica que el proceso de reclutamiento no es tan sencillo como a primera vista parece y que probablemente existe un solapamiento de las descargas de más de una unidad, de hecho y conforme aumenta la complejidad de la descarga registrada es cada vez más difícil identificar cada una de las fibras y decidir si es una o varias las que se incorporan al registro. En estas condiciones el incremento en el margen de trabajo no debe ser necesariamente múltiplo del margen unitario ni proporcional al número de fibras aunque siempre mayor que para una sola de ellas.

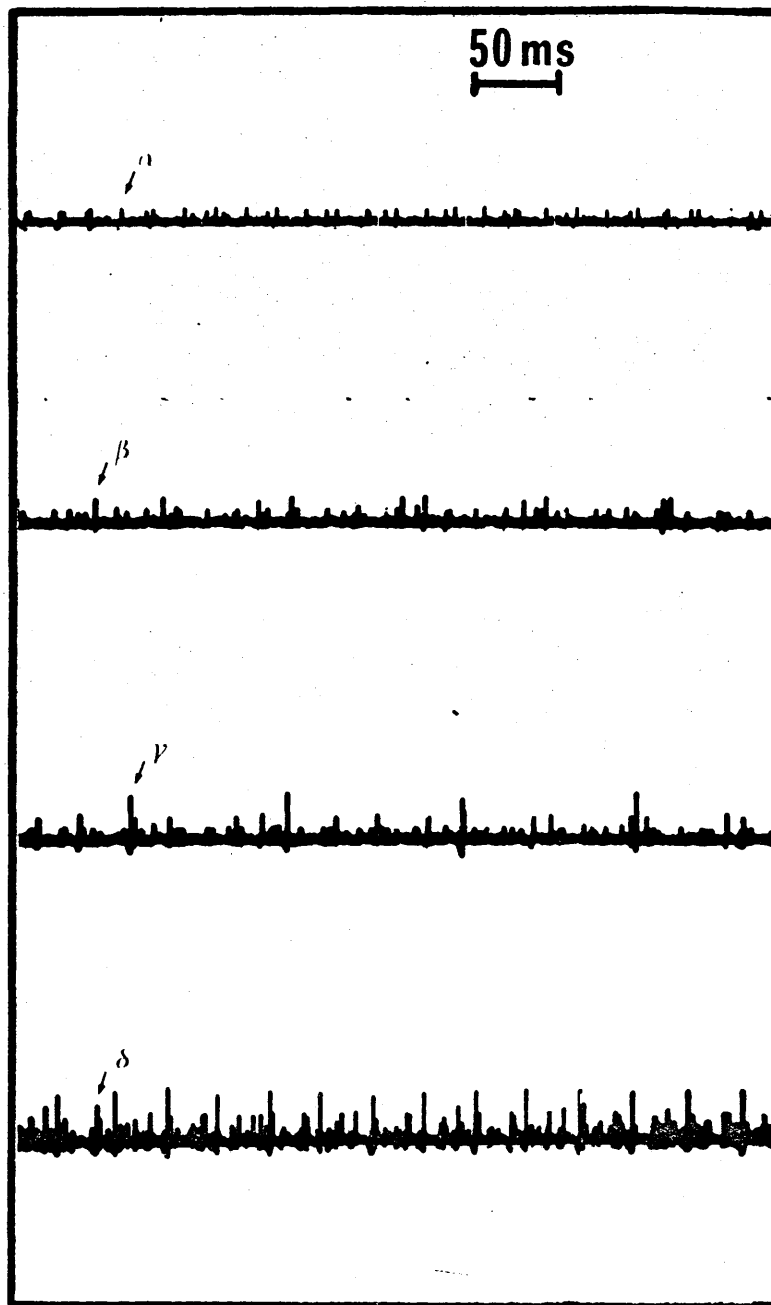


FIGURA 5.6.--RECLUTAMIENTO DE UNIDADES MEDIANTE EL ESTIRAMIENTO.

Cada registro está realizado con la misma amplificación y corresponde al mismo nervio para longitudes crecientes del músculo. Véase el texto.



## C A P I T U L O    I I

### CODIFICACION DEL MENSAJE SENSO RIAL.

Desde ADRIAN (1932) se viene acep-  
tando que la información sensorial es codificada en forma de frecuen-  
cia, de manera que la información acerca de la intensidad del estí-  
mulo es traducida a variaciones de la frecuencia de descarga en la  
fibra nerviosa. Sin embargo en una descarga en forma de un tren de

impulsos existen dos parámetros relacionados, aunque no idénticos utilizables para el proceso de codificación del mensaje. Uno de ellos es precisamente la frecuencia de descarga o, más precisamente, la frecuencia media de descarga y el otro se refiere al intervalo entre impulsos. Solamente en el caso de una descarga regular coincide la frecuencia media de descarga con la frecuencia instantánea. La discusión acerca de cual de los dos parámetros es el que utiliza el sistema nervioso no es sólo académica, puesto que presenta un gran interés desde el punto de vista de la teoría de la información, dado que la codificación en frecuencia presenta algunas ventajas desde el punto de vista teórico, como son el que la información transmitida es menos susceptible de ser alterada gravemente por el "ruido" o por la pérdida de un impulso en la línea de transmisión, pero al mismo tiempo un sistema de codificación de este tipo es capaz de transmitir menos información por canal que un sistema de codificación por intervalos.

Los resultados que se presentan a continuación muestran que es posible que sean los dos procedimientos los involucrados y que ambos intervengan en la codificación del mensaje de los receptores al estiramiento. La figura 5.7 muestra las descargas de potenciales de acción de una fibra sensible al estiramiento ante tres niveles distintos de la longitud muscular que se incrementa desde A a C. La escala de tiempo es idéntica para los tres registros y es evidente un aumento de la frecuencia de descarga que se realiza a expensas de un acortamiento del intervalo entre

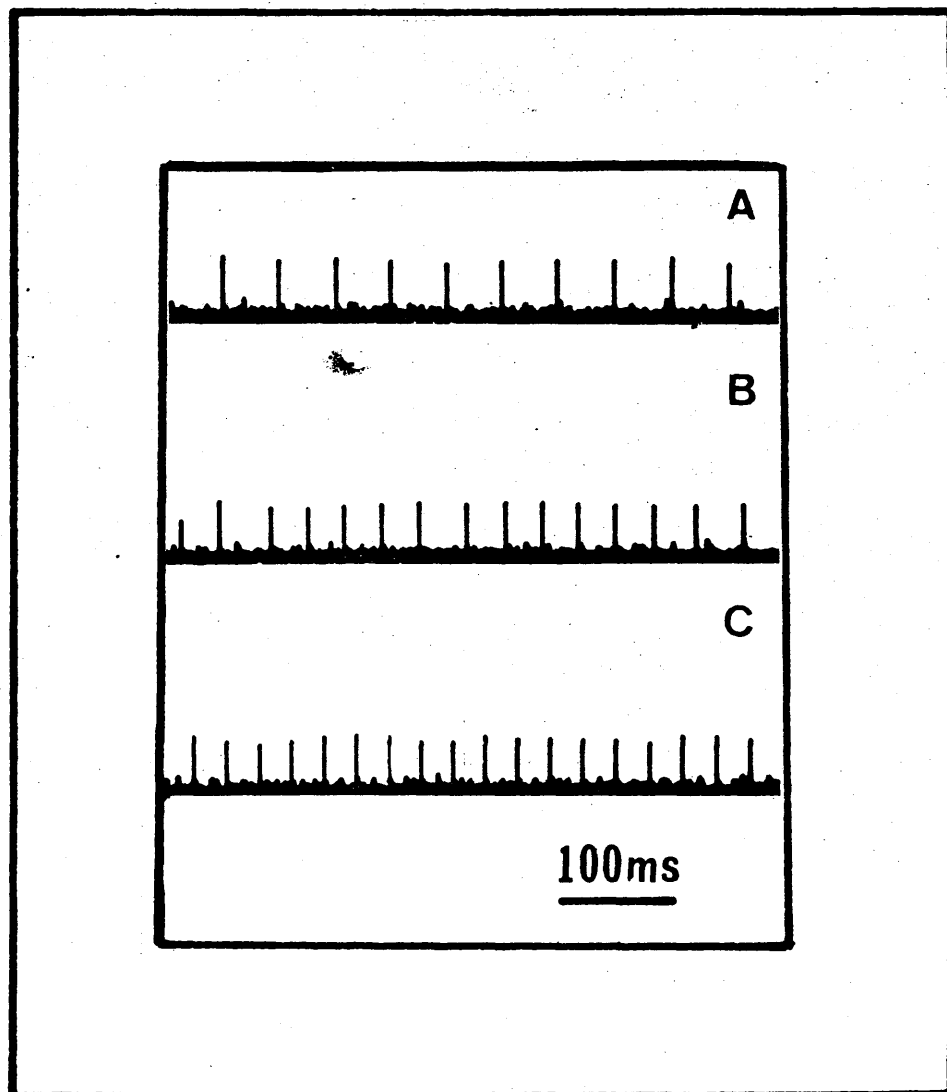


FIGURA 5.7.- MODIFICACION DE LA FRECUENCIA DE DESCARGA POR EL ESTIRAMIENTO MUSCULAR.

Obsérvese como el aumento de frecuencia se realiza a expensas de una disminución uniforme en la duración de todos los intervalos. La escala de tiempo es válida para los tres registros.

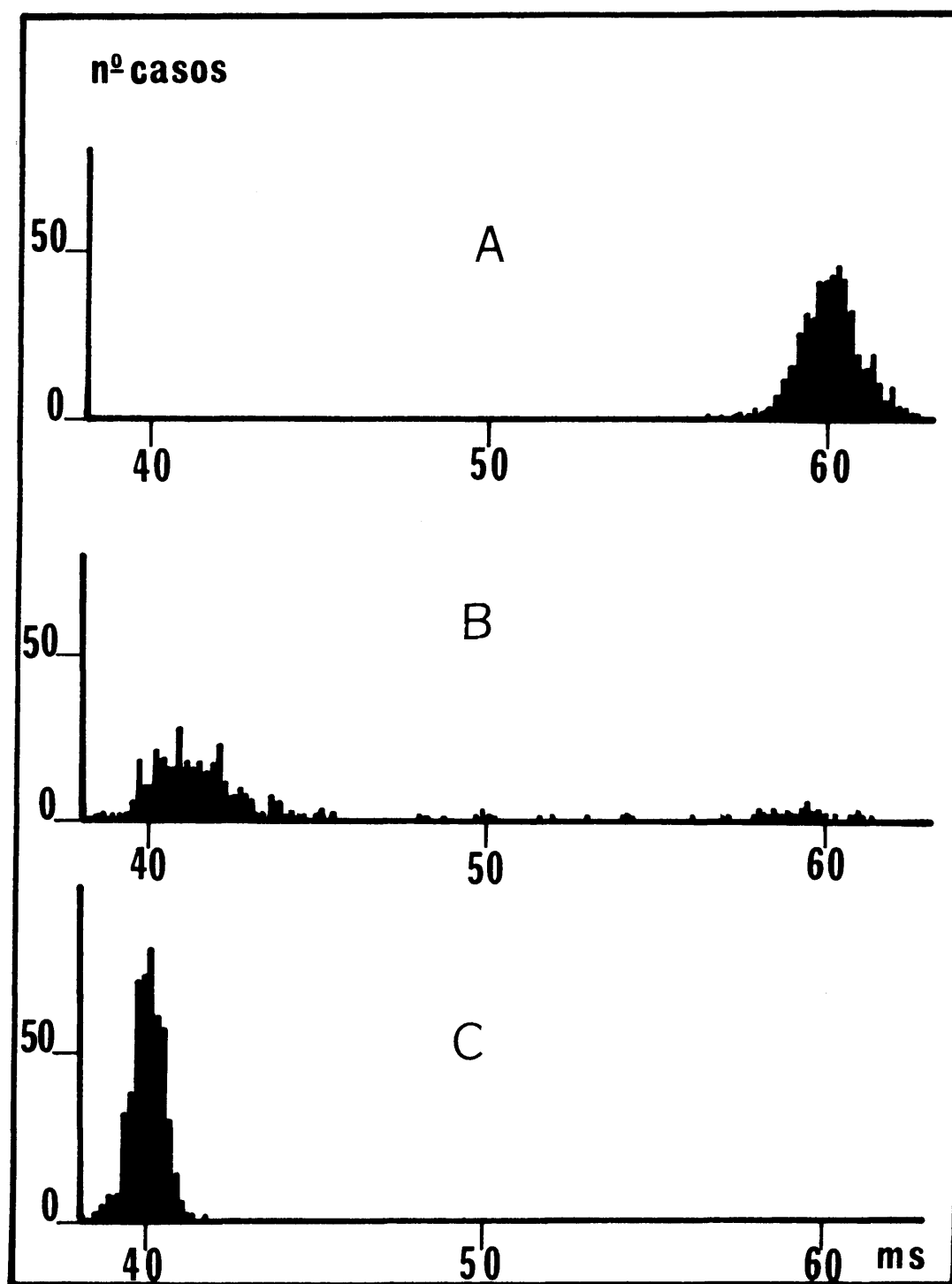


FIGURA 5.6.- HISTOGRAMA DE INTERVALOS CORRESPONDIENTES A LAS TRES DESCARGAS DE LA FIGURA ANTERIOR.

En abscisas duración del intervalo en milisegundos.

En ordenadas frecuencia de cada intervalo.

# HISTOGRAMA

	A	B	C
Nº de observaciones .....	477.-	379.-	488.-
Valor medio .....	60,02	42,55	39,96
Varianza .....	0,91	10,31	0,25
Desviación típica .....	0,95	3,21	0,50
Coef. de variación .....	1 %	7 %	1 %
Sesgo .....	0,17	1,57	-0,04
Curtosis .....	4,17	4,55	3,50

TABLA 5.1.- ESTADISTICOS CORRESPONDIENTES A LOS HISTOGRAMAS DE INTERVALOS DE LA FIGURA ANTERIOR.

Media, varianza y desviación en milisegundos.

impulsos, acortamiento que es graduado y homogéneo para todos los intervalos. Parece claro que en un caso como este se puede obtener el mismo tipo de información a partir de la frecuencia media de descarga que a partir del intervalo entre impulsos. En la figura 5.8 se puede ver el histograma de intervalos para las tres descargas y en la tabla 5.1 los datos acerca de media y desviaciones de cada uno de ellos. Se trata de tres distribuciones del tipo normal o al menos muy próximas a la normal en las que destaca el bajo valor del coeficiente de variación con un alto grado de agrupamiento alrededor del valor central, téngase en cuenta que el tamaño de casilla es de un milisegundo que es el límite inferior del tamaño aceptable para una serie de sucesos que aunque se consideran puntuales tienen una duración de ese orden. Este tipo de descarga es el que se ha considerado habitualmente como un ejemplo típico de codificación en base a la frecuencia media de descarga.

No obstante, en ocasiones, hemos encontrado otro tipo de descarga en que la variación de frecuencia se realiza a expensas de una gradación discreta en el reparto de intervalos tipo que son aproximadamente múltiplos de uno fundamental, es decir el aumento en la frecuencia de descarga no se debe a que disminuya de forma homogénea la duración de los intervalos sino a que aumenta la proporción de intervalos cortos y disminuye la de intervalos largos. Más claramente se vé en la figura 5.9 que corresponde a la descarga de una misma fibra registrada con la misma escala de tiempo para cinco longitudes crecientes desde A a E de la longitud muscular. En la figura 5.10 se muestran los histogramas de interva-

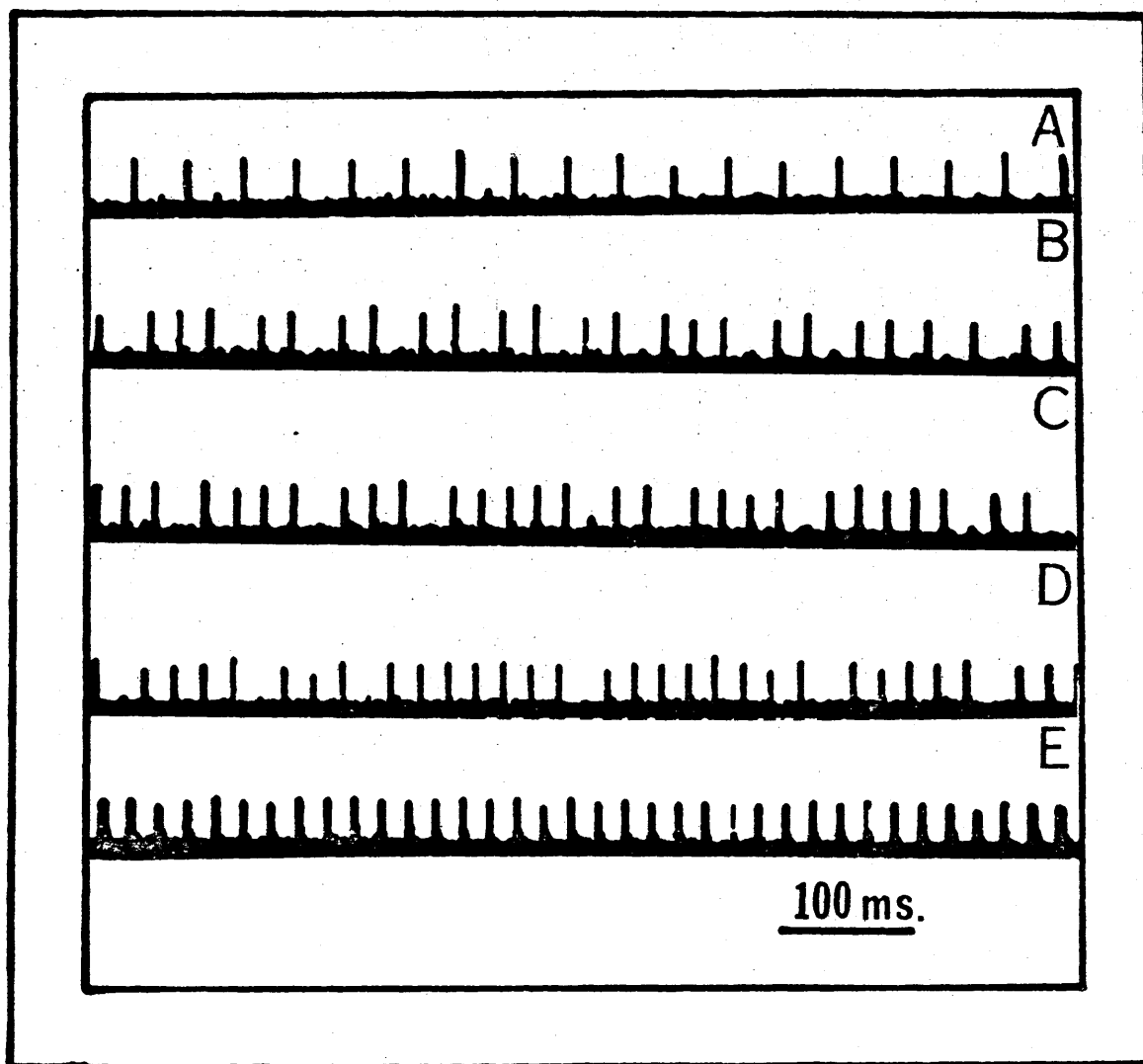


FIGURA 5.9.- MODIFICACION DE LA DESCARGA EN FUNCION DE LA LONGITUD MUSCULAR.

La longitud muscular se incrementa de forma escalonada desde A hasta E. La marca de tiempo es válida para todos los registros.

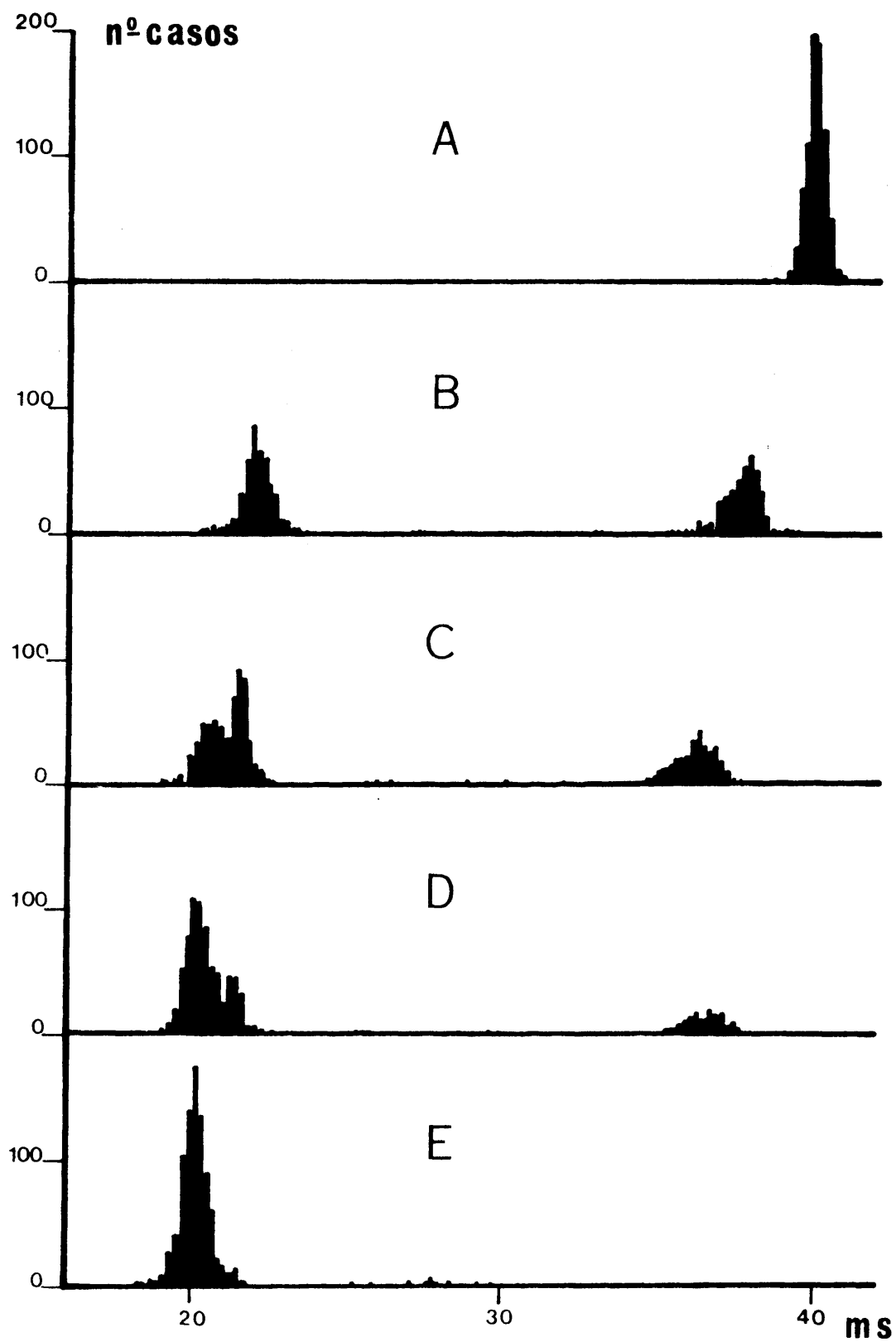


FIGURA 5.10.— HISTOGRAMAS DE INTERVALOS CORRESPONDIENTES A LAS DESCARGAS DE LA FIGURA ANTERIOR.



# HISTOGRAMA

	A	B	C	D	E
Nº de observaciones ..	844.- ..	876.- ..	878.- ..	819.- ..	845.- ..
Media .....	39,9 ..	28,8 ..	25,8 ..	22,6 ..	20,1 ..
Varianza .....	0,1 ..	61,0 ..	56,4 ..	35,3 ..	0,2 ..
Desviación típica ....	0,3 ..	7,8 ..	7,5 ..	5,9 ..	0,5 ..
Coef, de variación ....	0,8 ..	27,1 ..	29,0 ..	26,3 ..	2,4 ..

TABLA 5.2.- ESTADISTICOS CORRESPONDIENTES A LOS HISTOGRAMAS DE INTERVALOS DE LA FIGURA ANTERIOR.

Media, varianza y desviación en milisegundos.

valos correspondientes y en la tabla 5.2 los estadísticos correspondientes a estos.

Es evidente que la frecuencia media de descarga se incrementa y de hecho los valores obtenidos son:

REGISTRO	FRECUENCIA MEDIA (imp/s.)
A	25,0
B	34,6
C	38,3
D	44,4
E	49,8

sin embargo también es evidente que este incremento se realiza a expensas del reparto de intervalos cortos y largos que varía de la siguiente forma:

REGISTRO	INTERVALOS LARGOS (%)	INTERVALOS CORTOS (%)
A	100	-
B	46,80	53,19
C	32,57	67,42
D	15,38	84,61
E	4,97	95,02

lo cual explica los altos valores encontrados para la desviación y el coeficiente de variación .

Si se acepta para este tipo de descarga una codificación en base a la frecuencia media de descarga la información acerca de esta se debe obtener del intervalo medio, pero mientras que los límites de confianza al 95% para este, son en el caso de los registros A y E de  $\pm 0,59$  y  $\pm 0,98$  milisegundos respectivamente, en el caso de los registros B, C y D aumentan hasta valores de  $\pm 15,2$  ;  $\pm 14,5$  y  $\pm 11,5$  milisegundos que son del orden de magnitud correspondiente al valor medio e implican un alto grado de imprecisión en la determinación de dicho valor. Hay, todavía otro factor a tener en cuenta y es que la capacidad de información transmitida dependerá de forma considerable del tiempo de decodificación el cual en una descarga como las presentadas se debería incrementar de forma notable.

En las figuras 5.11 y 5.12 se han recogido datos relativos a otra fibra distinta pero que se comporta de forma similar con la existencia de dos intervalos que son múltiplos casi exactos uno del otro, aunque la dispersión en el valor del intervalo mayor es también más grande que en el caso anterior.

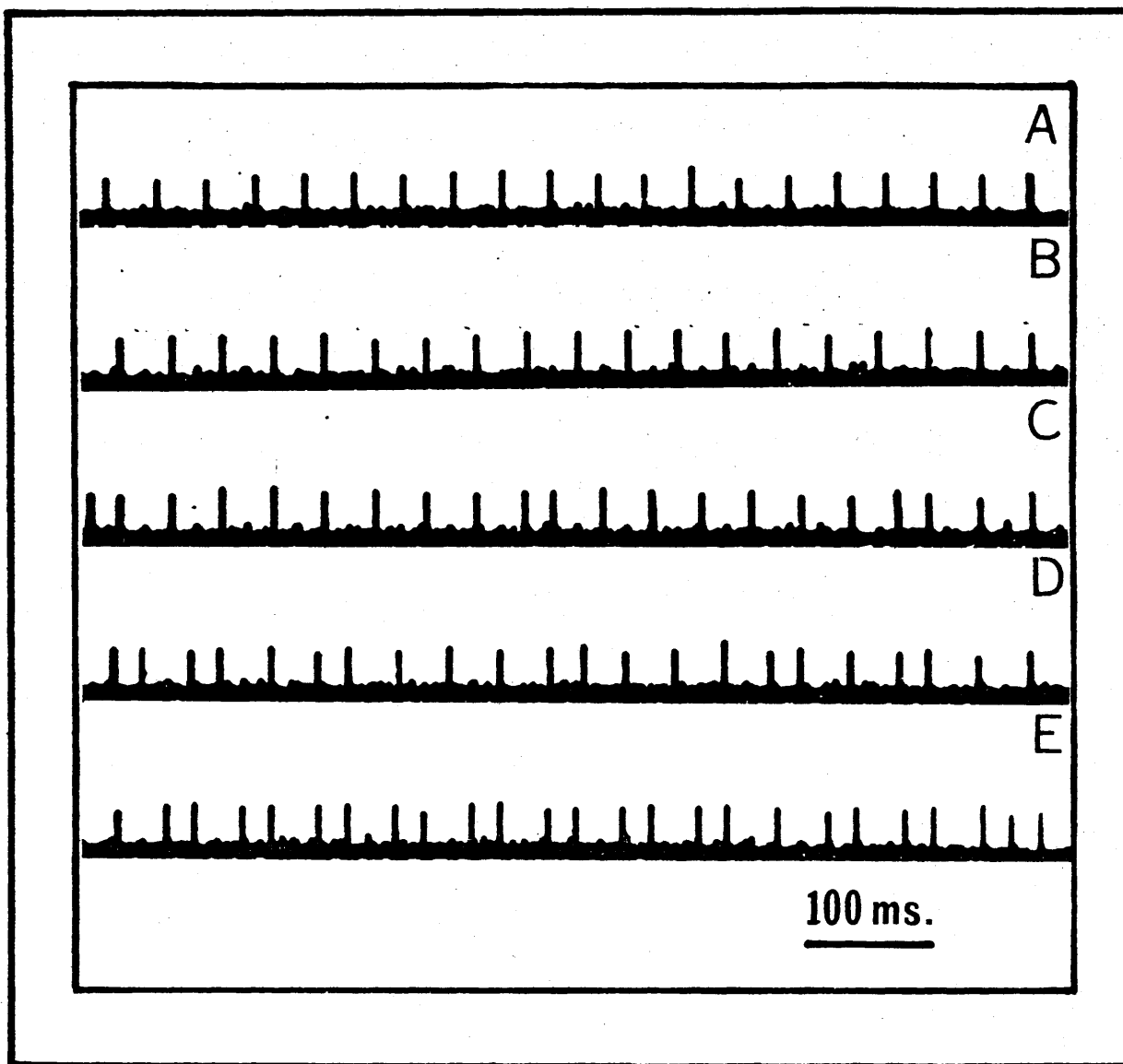


FIGURA 5.11.- MODIFICACION DE LA FRECUENCIA DE DESCARGA EN FUNCION DE LA LONGITUD MUSCULAR.

La longitud muscular se incrementa de forma escalonada desde A hasta E. La marca de tiempo es válida para todos los registros.

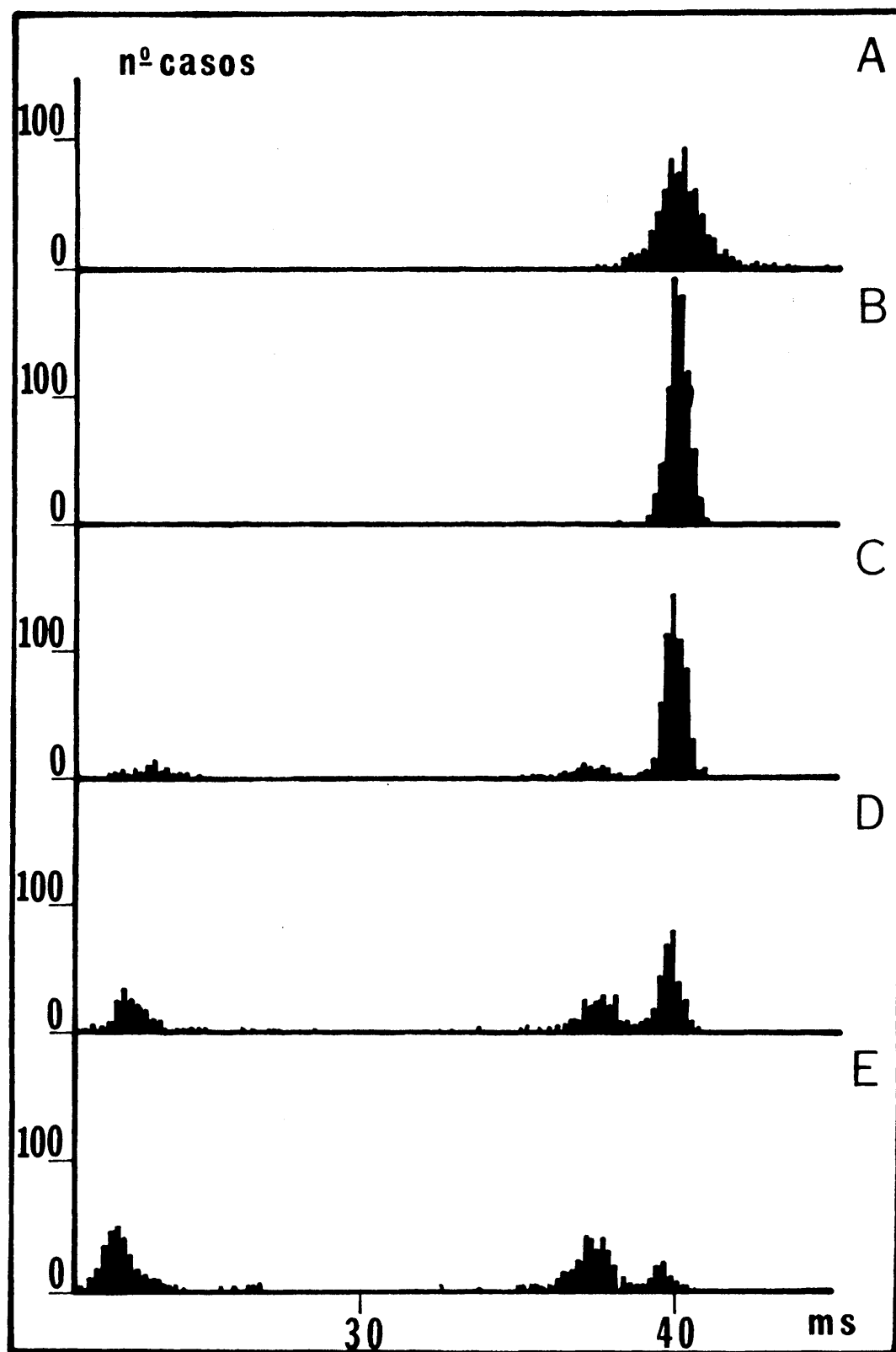


FIGURA 3.12.- HISTOGRAMAS DE INTERVALOS CORRESPONDIENTES A LAS DESCARGAS DE LA FIGURA ANTERIOR.

### C A P I T U L O    I I I

#### RESPUESTA   A LA   ESTIMULACION SINUSOIDAL.

Cuando se varía de forma sinusoi  
dal la longitud muscular y se registra la actividad eléctrica en  
una fibra aislada procedente de un receptor al estiramiento se ob-  
tiene una modulación de la frecuencia de descarga en forma de va-  
riación de esta, de aspecto periódico y relacionada con la amplitud  
del estiramiento y con la frecuencia de la senoide de estimula-  
ción.

La figura 5.13 corresponde a un experimento de este tipo. Los registros marcados con A, B y C se obtuvieron estimulando con la misma frecuencia y en A y C también con la misma amplitud, diferenciándose estos dos tan sólo en el momento en que se obtuvieron, al comienzo y al final del experimento y que se ofrecen a efectos de comprobar la similitud de resultados en ambas condiciones y por lo tanto la estabilidad de la preparación. En B se incrementa la amplitud del estímulo siendo el único efecto aparente en el registro una cierta disminución de la descarga en la fase de recuperación de la longitud lo cual está sugiriendo un cierto grado de no linealidad. En el resto de los registros se ha mantenido constante la amplitud del estímulo y se ha incrementado la frecuencia de la sinusoide de estimulación. Las marcas de tiempo en el margen inferior de cada registro corresponden a 500 milisegundos y la de amplitud de estiramiento que es válida para todos es de 1 milímetro. La línea continua es el registro del estiramiento y las cifras indican la frecuencia de estimulación. Es evidente que el incremento en la frecuencia de estimulación tiene como resultado un incremento en la frecuencia de descarga y además la aparición de una zona sin potenciales de acción que se corresponde con la fase de recuperación de la longitud mínima y que es una característica más de tratarse de un sistema no lineal. Este tipo de respuesta es típico de las terminaciones primarias ante esta forma de estimulación cuando la amplitud del estiramiento supera algunas micras. Los registros presentados tienen el interés adicional de recoger la actividad de otra fibra diferenciable por la menor amplitud del potencial de acción y por continuar descargan

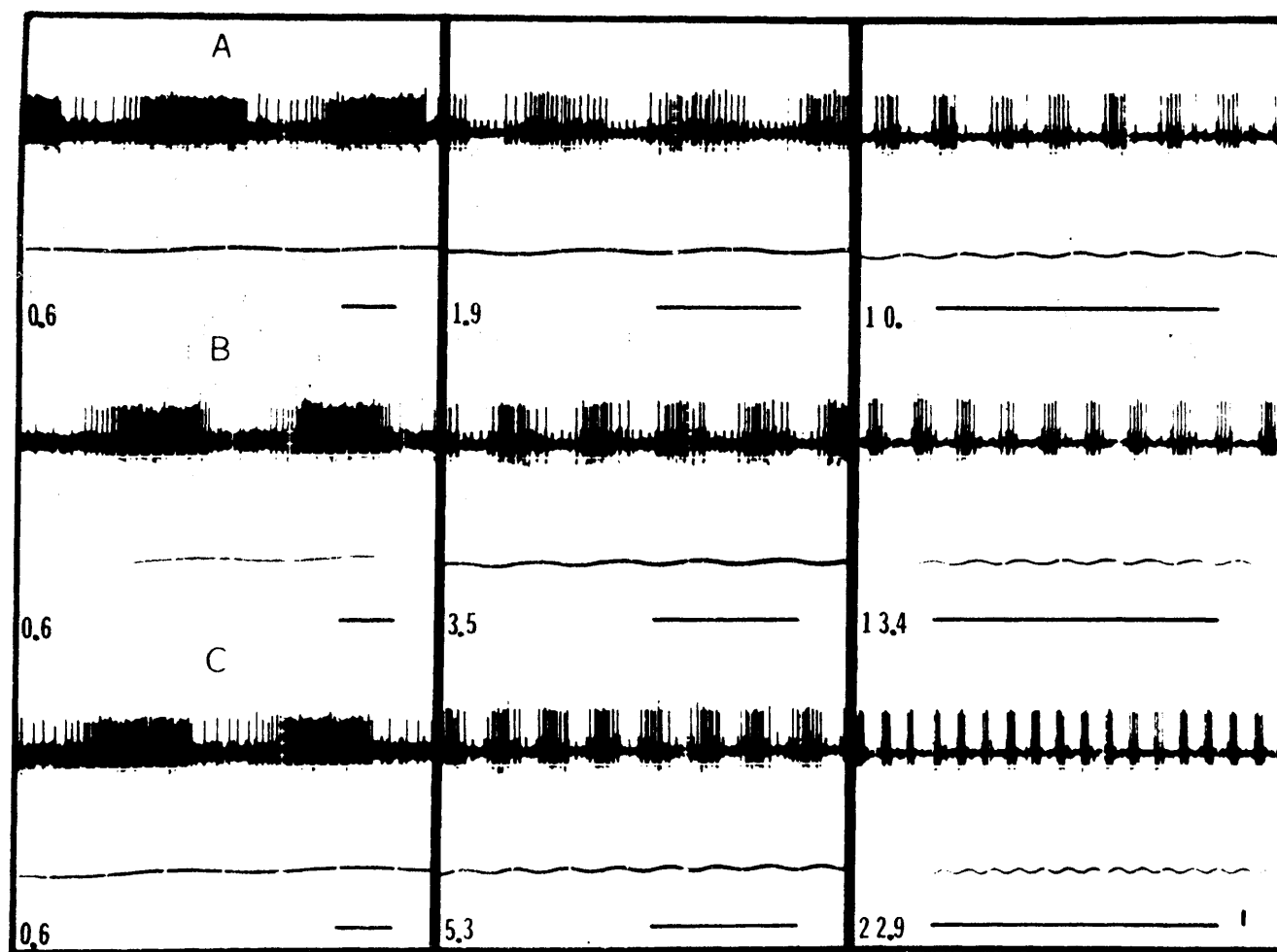


FIGURA 5.13.— RESPUESTA ANTE LA ESTIMULACION SINUSOIDAL DE FRECUENCIA Y AMPLITUD VARIABLE.

Véase explicación en el texto.



do durante todo el ciclo, al menos para frecuencias de estiramiento inferiores a los 10 Hz. y por lo que es probable que se trate de una fibra correspondiente a una terminación secundaria.

Cuando se registra la actividad global en el nervio se obtienen resultados como los de la figura 5.14. Al igual que la anterior las cifras indican la frecuencia de estimulación, mientras que las marcas de tiempo equivalen a 100 milisegundos y la correspondiente a estiramiento cuyo registro es la línea continua es de 0,5 milímetros. A la simple inspección las características de las respuestas son similares a las obtenidas para actividad unitaria aunque con la importante diferencia de que las características de no linealidad son menos evidentes hasta que se llega a frecuencias de estimulación cinco veces superiores a los de actividad unitaria, recordando en este sentido a las terminaciones secundarias.

El análisis más detallado de las relaciones entre descarga sensorial y estímulo requiere sustituir el registro directo de la actividad eléctrica en el nervio por una función que explique las variaciones de la frecuencia de descarga en función del tiempo. Para ello, y en la forma indicada en la sección de métodos de análisis, se ha ajustado la función periódica que representa la variación de la descarga a una serie de Fourier hasta el décimo armónico y se escoge como representante de la función real la función seno correspondiente al primer armónico. De forma idéntica se procede con el estiramiento y la tensión pasiva.

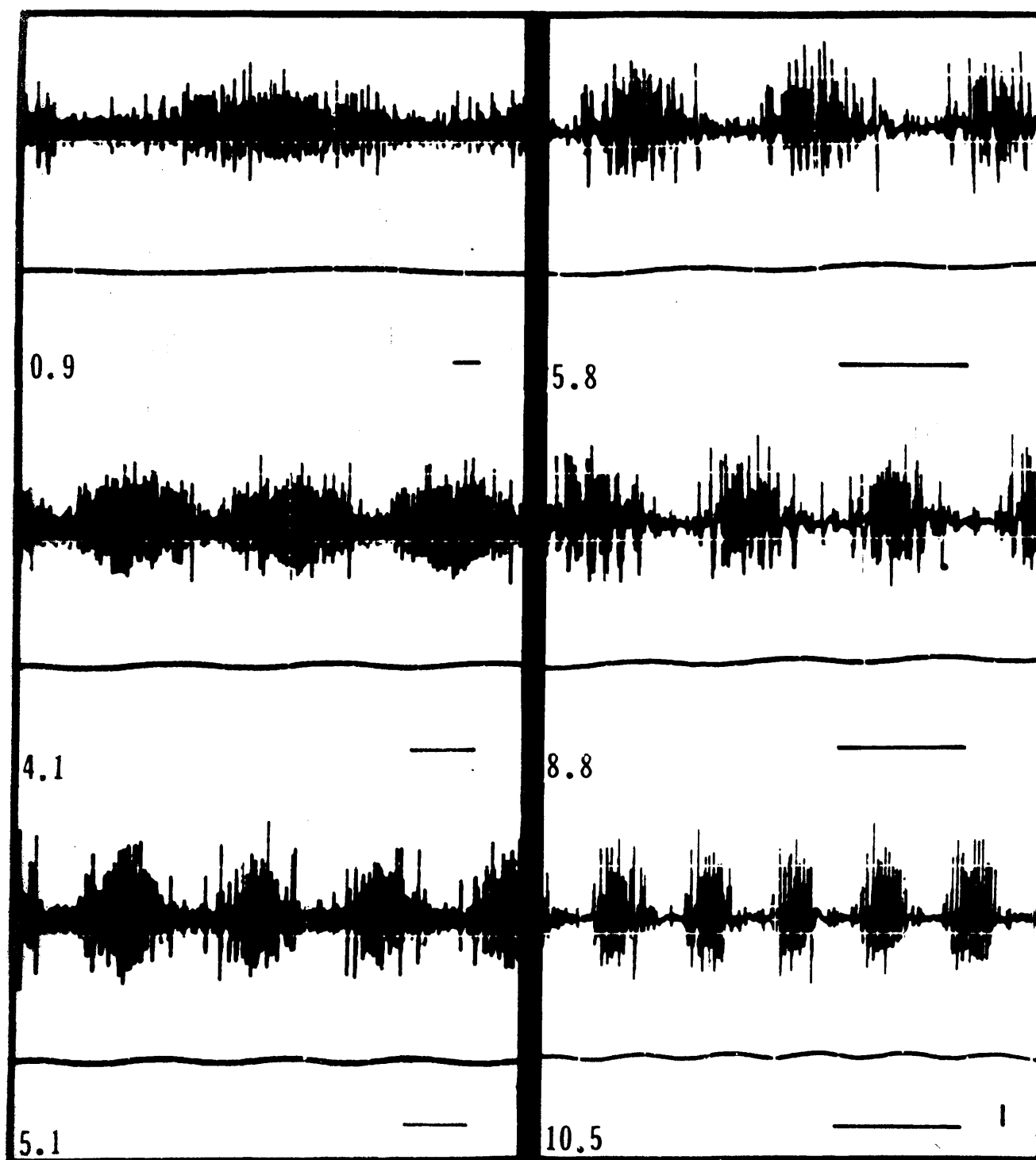


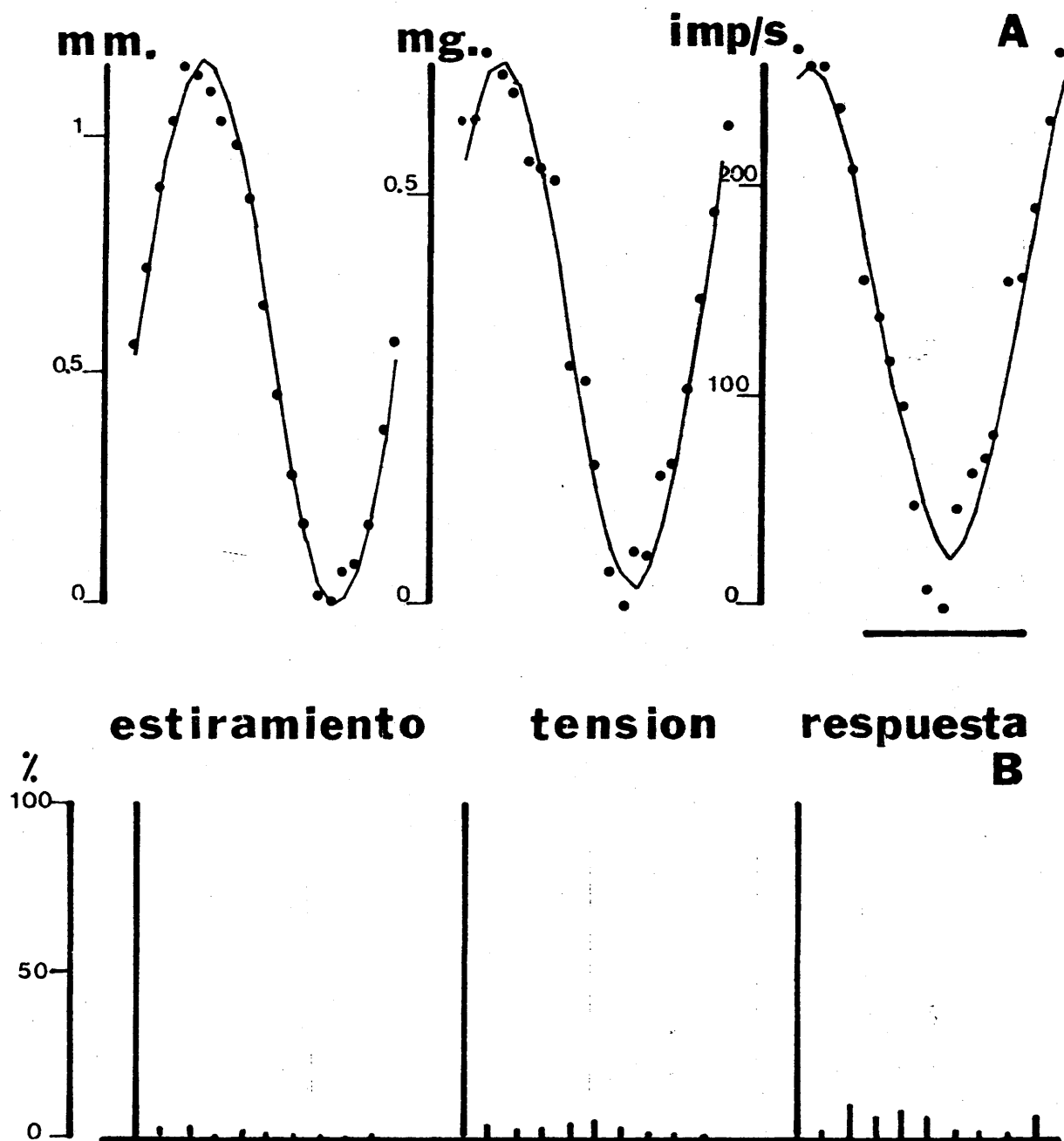
FIGURA 5.14.— REGISTRO DE ACTIVIDAD GLOBAL EN RESPUESTA A ESTIRAMIENTOS SINUSOIDALES DE FRECUENCIA CRECIENTE.

Véase explicación en el texto.

En la figura 5.15 se presentan los resultados de esta transformación. En A y con línea continua se muestra la función estimada utilizando el primer armónico y en puntos los valores reales de estiramiento, en milímetros, tensión, en milígramos y respuesta sensorial, en impulsos por segundo, la marca de tiempo corresponde a un segundo. Como se puede observar por simple inspección el ajuste es bastante aceptable lo que se comprueba en la zona B de la misma figura en que se representan los espectros de amplitud correspondientes a los diez primeros armónicos y expresados como porcentaje de la amplitud del primero que es el único que se tiene en cuenta al expresar la función y que se toma como 100 %. La figura corresponde a datos obtenidos a partir de actividad unitaria.

Respecto a los resultados de actividad global se comparan con los de unitaria en la figura 5.16. Aparte de la mayor amplitud de la global justificada por el mayor número de fibras que supone, la distribución del espectro de amplitudes muestra que no difiere de forma significativa respecto de la unitaria.

En lo que sigue y mientras no se indique nada en contra se utilizará como representante de las funciones de entrada y salida la función seno correspondiente al primer armónico de la serie de Fourier que las representa.



030474au 0,6116

FIGURA 5.15.- RELACION ENTRE LOS VALORES REALES Y LOS ESTIMADOS DE LAS SINUSOIDES DE ENTRADA Y SALIDA Y ESPECTRO DE AMPLITUDES DE LOS DIEZ PRIMEROS ARMONICOS DE LAS SERIES DE FOURIER AJUSTADAS. A LOS DATOS OBTENIDOS.

Véase explicación en el texto.

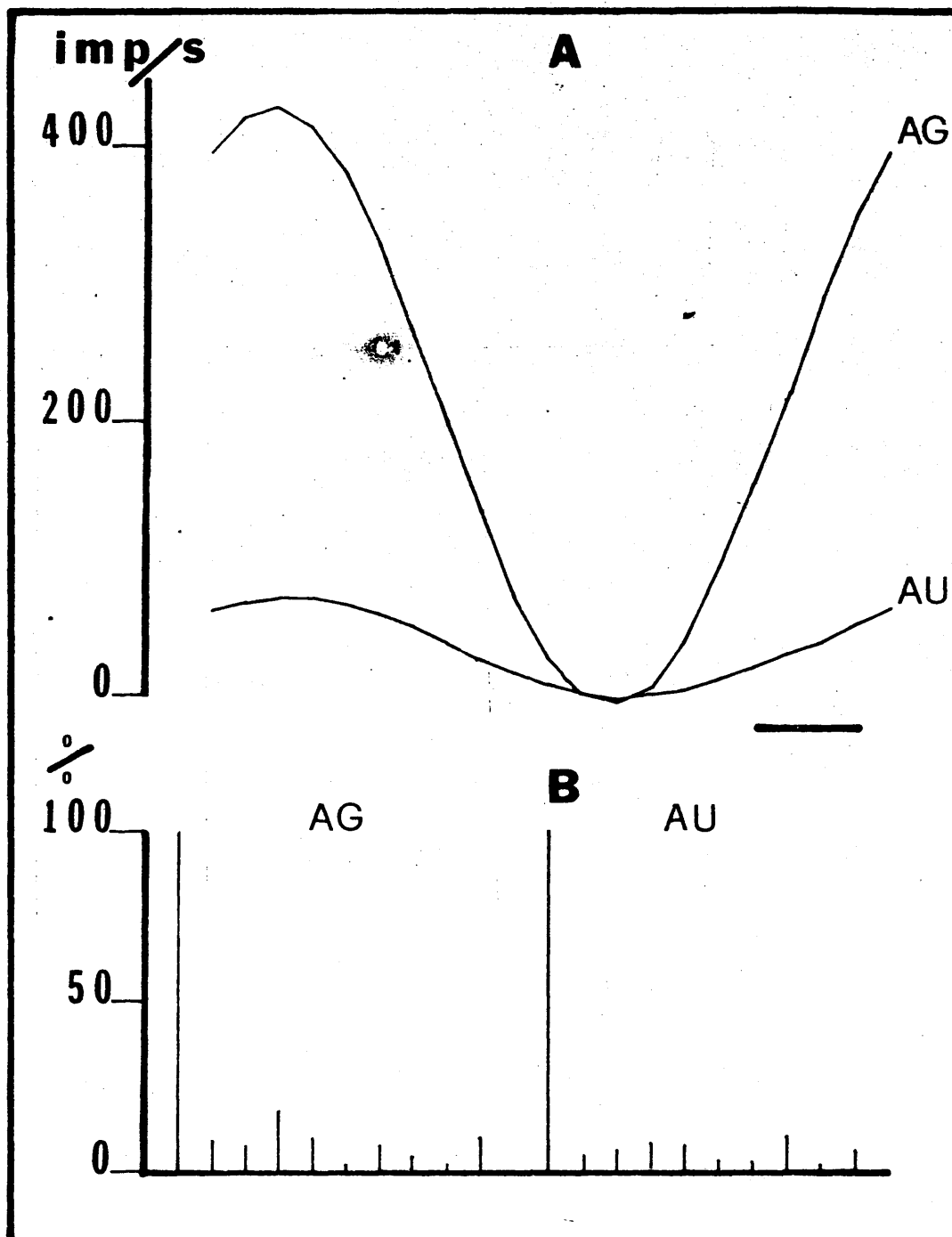


FIGURA 5.16.- REPRESENTACION DE LOS VALORES DE FRECUENCIA DE DESCARGA PARA ACTIVIDAD GLOBAL Y UNITARIA TRAS SU AJUSTE AL PRIMER ARMÓNICO DE LA SERIE DE FOURIER QUE LOS REPRESENTA Y ESPECTRO DE AMPLITUDES CORRESPONDIENTE.

Explicación en el texto.

## 1.- RESPUESTA AL INCREMENTO DE AMPLITUD DEL ESTIRAMIENTO.

En la figura 5.17 se presentan los resultados obtenidos al estimular el músculo con una variación sinusoidal de su longitud a la frecuencia de 5 Hz. incrementando la amplitud del estímulo desde 30 a 385 micras. En ordenadas se representa frecuencia de descarga siendo 100 impulsos por segundo la distancia entre las marcas del eje de ordenadas, y las cifras en el margen derecho corresponden a la amplitud del estiramiento en micras a consecuencia del cual se obtiene la respuesta representada. Se ha cuidado de presentar los resultados de forma que los estímulos respectivos se encuentren en fase con el objeto de poder comparar los resultados relativos a posibles cambios en la fase de la respuesta además de los correspondientes a su amplitud. Los resultados, que corresponden a un registro de actividad global, muestran que el incremento en la amplitud del estímulo supone un aumento en la amplitud de la salida sin ningún tipo de variación detectable respecto al ángulo de fase entre entrada y salida. Dentro del rango de estimulación empleado y para esta frecuencia la respuesta se puede considerar razonablemente lineal en el sentido de que un aumento de la entrada supone un aumento prácticamente proporcional de la salida. Cuando se extiende el rango de estimulación esta relación proporcional deja de cumplirse así se puede comprobar en la figura 5.18 en que se representa la relación entre amplitud de estiramiento y amplitud de la respuesta para un rango del primero de hasta 800 micras. En abscisas se presenta la amplitud de entrada en milíme

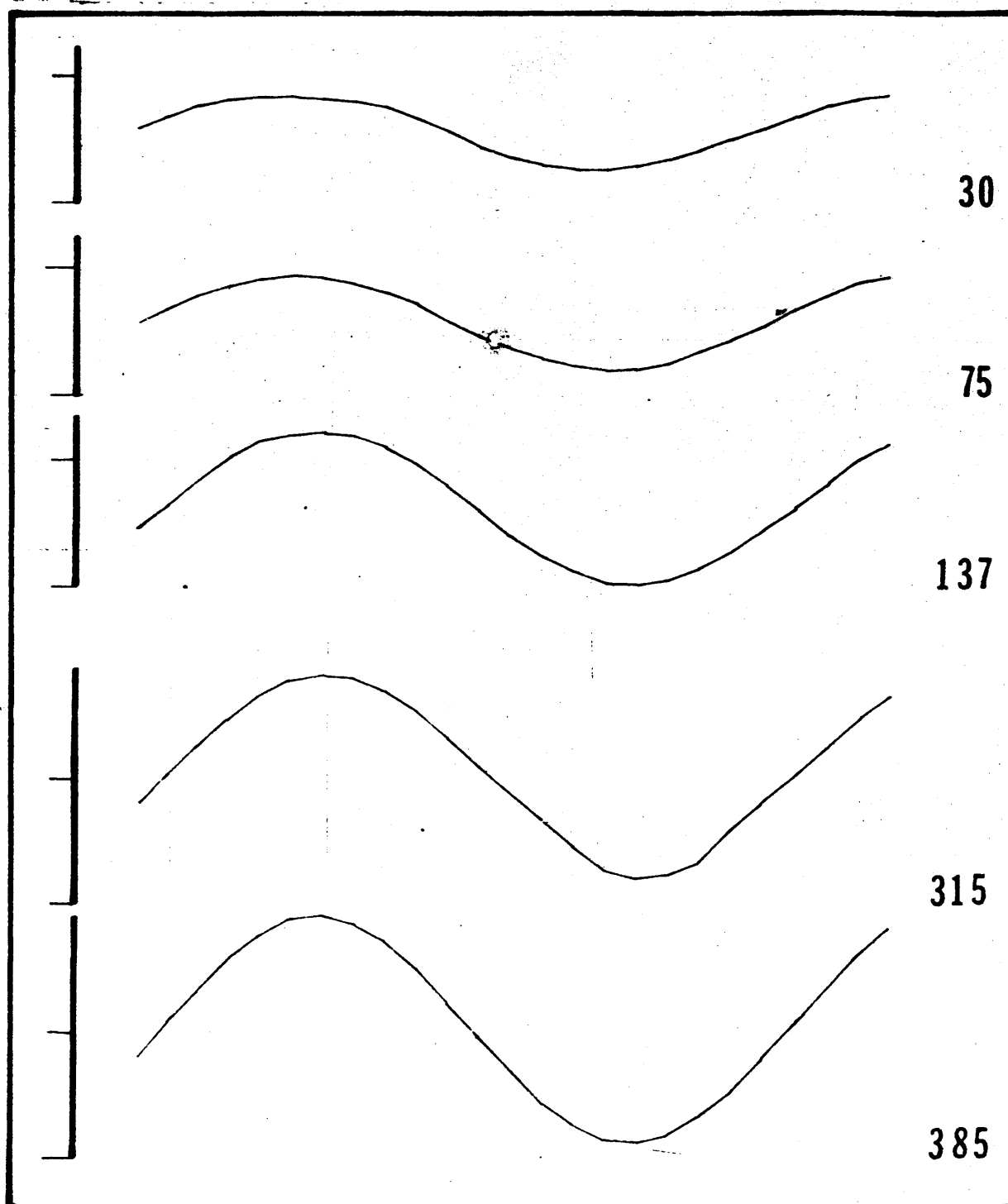


FIGURA 5.17.-RESPUESTA AL INCREMENTO DE AMPLITUD DE ESTIRAMIENTO A FRECUEN  
CIA CONSTANTE.

Se representan las curvas de variación de la frecuencia de des  
carga para cinco amplitudes de estiramiento indicadas en micras  
mediante las cifras a la derecha de la gráfica. La distancia en-  
tre las marcas en las ordenadas corresponde a 100 impulsos por  
segundo.

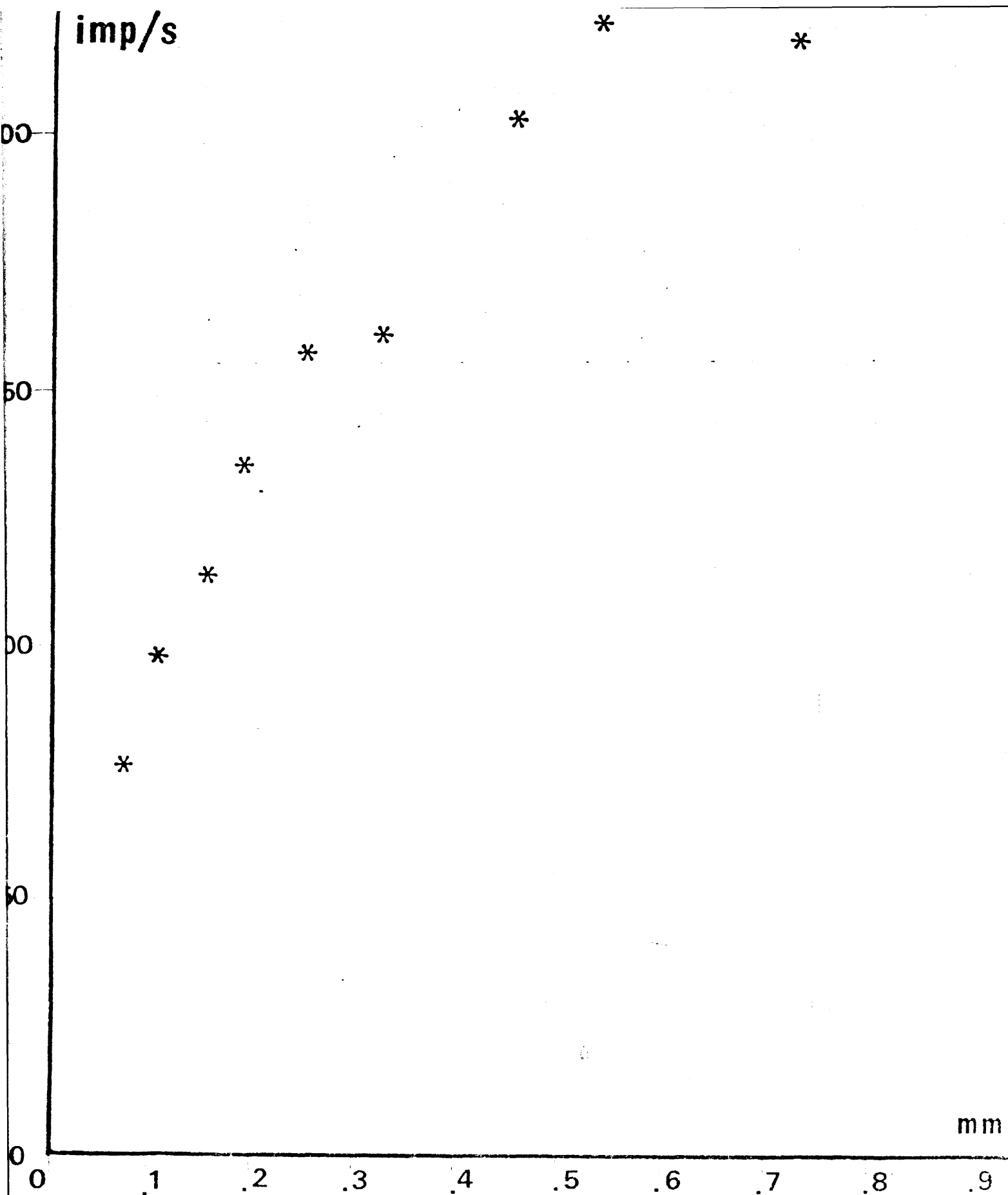


FIGURA 5.18.- RELACION ENTRE AMPLITUD DE LA RESPUESTA Y AMPLITUD DEL ESTIRAMIENTO.

270674G



tros y en ordenadas amplitud de la respuesta en impulsos por segundo. La situación es algo más complicada puesto que la recta que expresaría esa conducta proporcional por debajo de las 300 micras no pasa por el origen lo cual ya es una de las características más típicas de un sistema no lineal es decir la existencia de una ~~pos~~ible respuesta en ausencia de estímulo, en realidad no ocurre así y lo que sucede es que la zona lineal se extiende desde el origen hasta algo más de las 30 micras (MATTEWS y STEIN, 1968). En base a estos datos podríamos hablar de dos zonas de respuesta proporcional una de ellas la que clásicamente se ha aceptado como el margen de trabajo lineal y una segunda entre este y las 300 micras. Estas dos zonas se diferenciarían en su pendiente es decir supondrían un cambio en la sensibilidad del receptor cuando la entrada supera las 30 ó 50 micras. Por otro lado y a partir de las 300 micras existiría una zona claramente no lineal. La discusión sobre esta cuestión se plantea precisamente en este momento por cuanto la linealidad está en la base del método de análisis y la hipótesis planteada acerca de un incremento en el margen de linealidad con la actividad global necesita de comprobación o rechazo antes de proseguir el análisis.

## 2.- RESPUESTA AL INCREMENTO DE FRECUENCIA DEL ESTIMULO.

Cuando se mantiene constante la amplitud del estiramiento y se varía la frecuencia de estimulación se obtienen los resultados que se presentan en la figura 5.19. en la que se ha representado en la parte inferior la gráfica correspondiente a la forma del estímulo de manera que la marca de ordenadas corresponde a un milímetro y sobre ella la respuesta a cuatro series de estímulo de la misma amplitud y de frecuencia progresivamente mayor según se indica en el margen derecho de la gráfica. Cada marca en ordenadas corresponde a 200 impulsos por segundo y se ha cuidado de presentar la respuesta de forma que los estímulos que la provocan esten en fase, además se ha normalizado la escala de tiempo para poder comparar los cambios de ángulo de fase comodamente.

El incremento de la frecuencia de estimulación produce un doble efecto, por una parte se obtiene un incremento en la amplitud de la respuesta y por otra se logra un incremento en el desfase de forma que aumenta el avance de fase de la salida respecto de la entrada. El primer efecto y puesto que la amplitud del estiramiento no varía revela que existe una sensibilidad a la velocidad del estiramiento que es el parámetro que aumenta con la frecuencia, el segundo efecto revela la doble sensibilidad del receptor puesto que para baja frecuencia de estimulación el desfase es

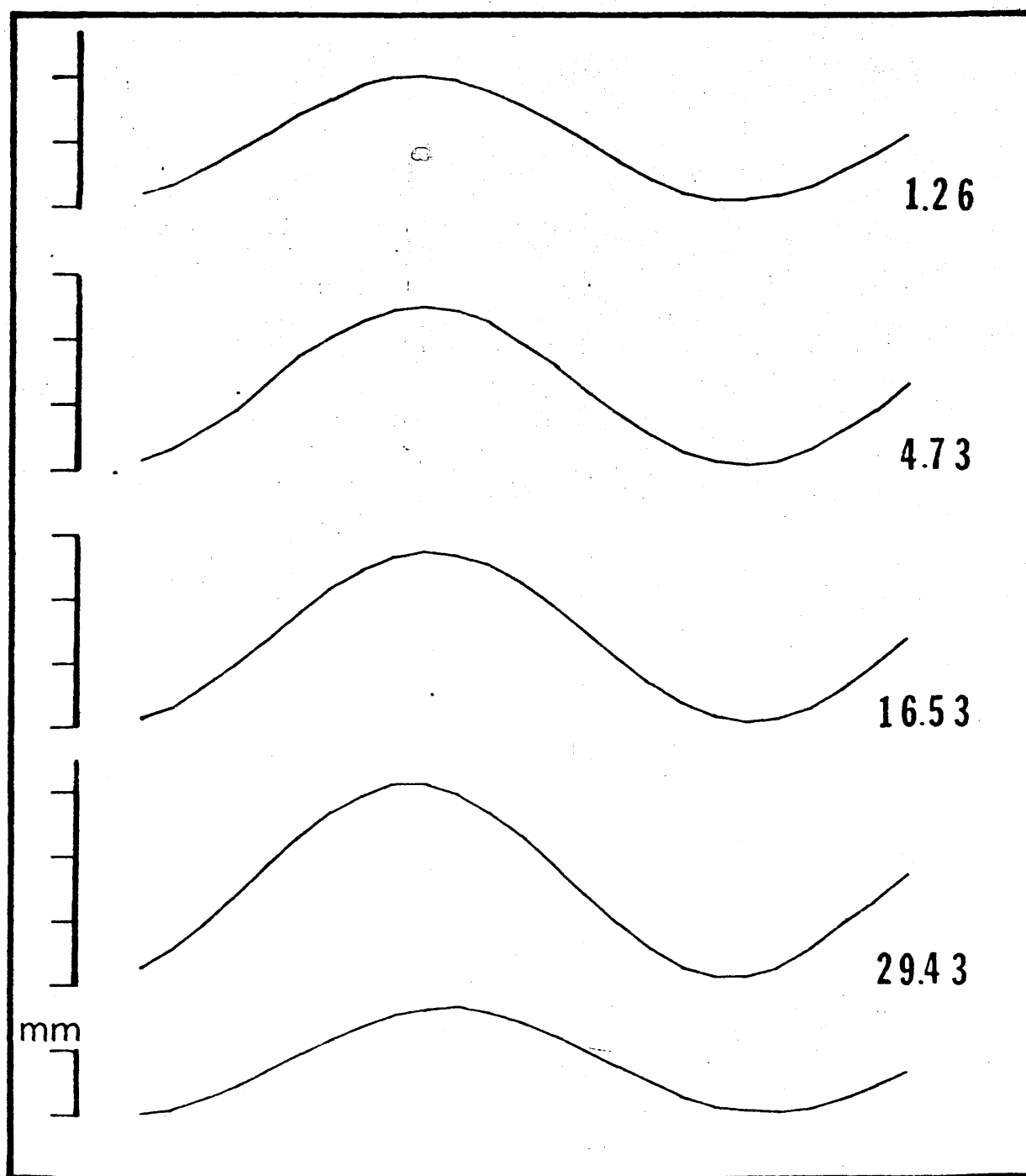
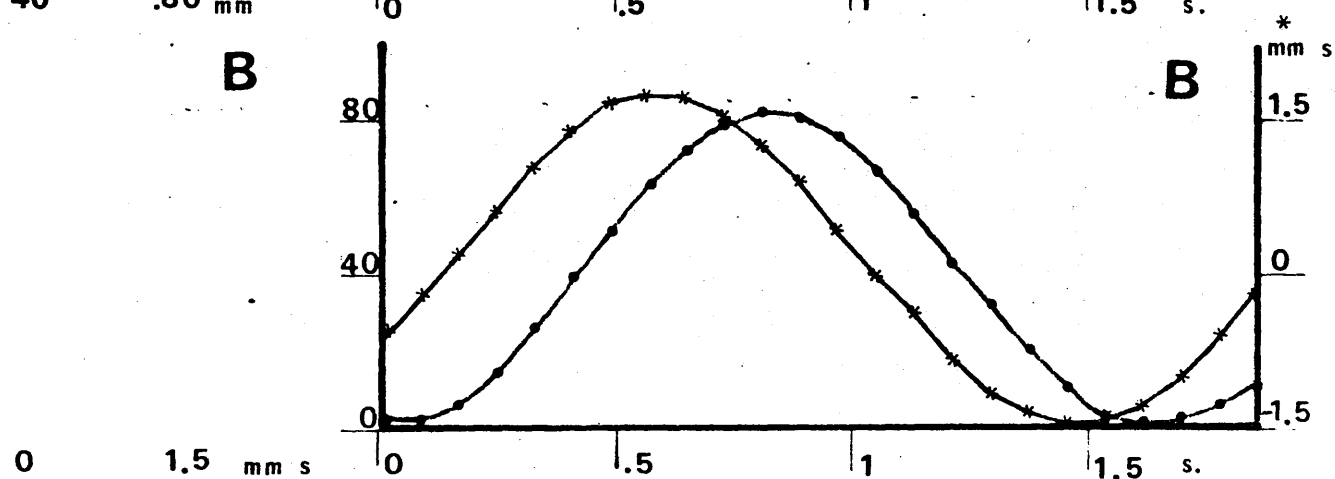
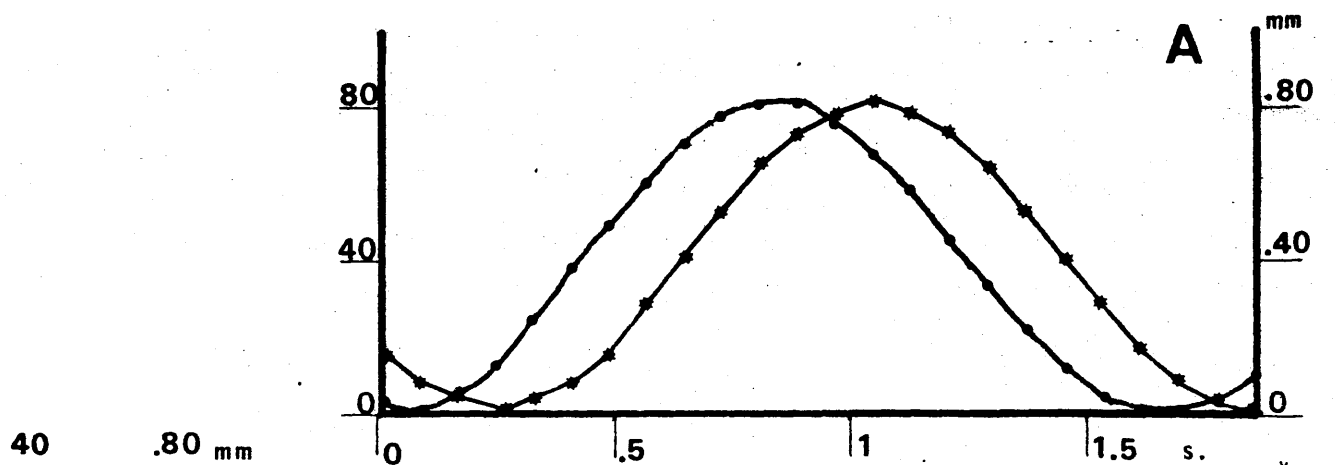


FIGURA 5.19.- RESPUESTA A LAS VARIACIONES DE FRECUENCIA DE ESTIMULACIÓN PARA AMPLITUD CONSTANTE.

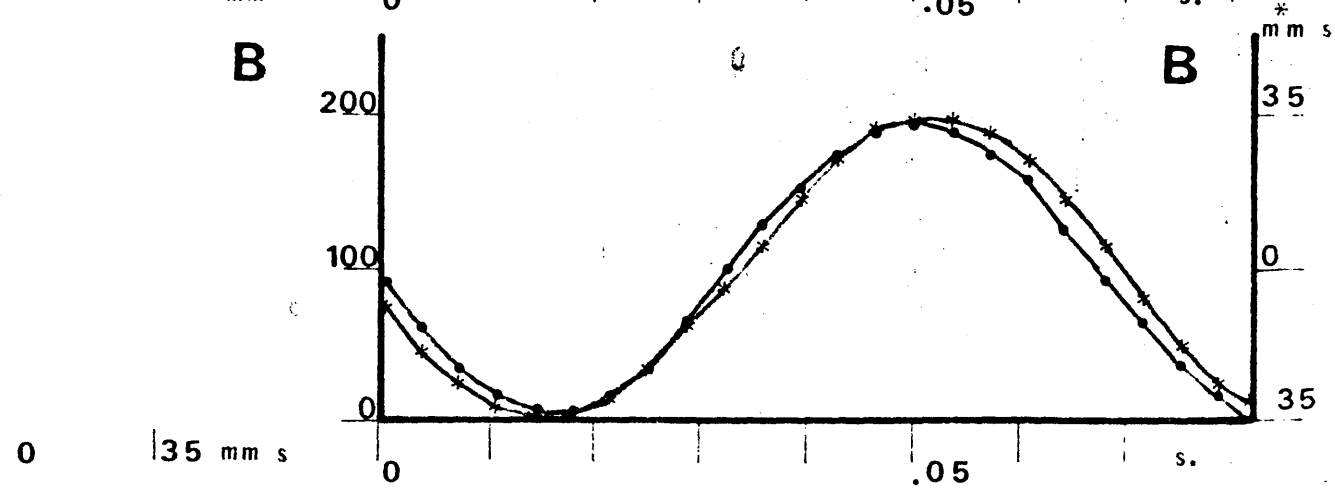
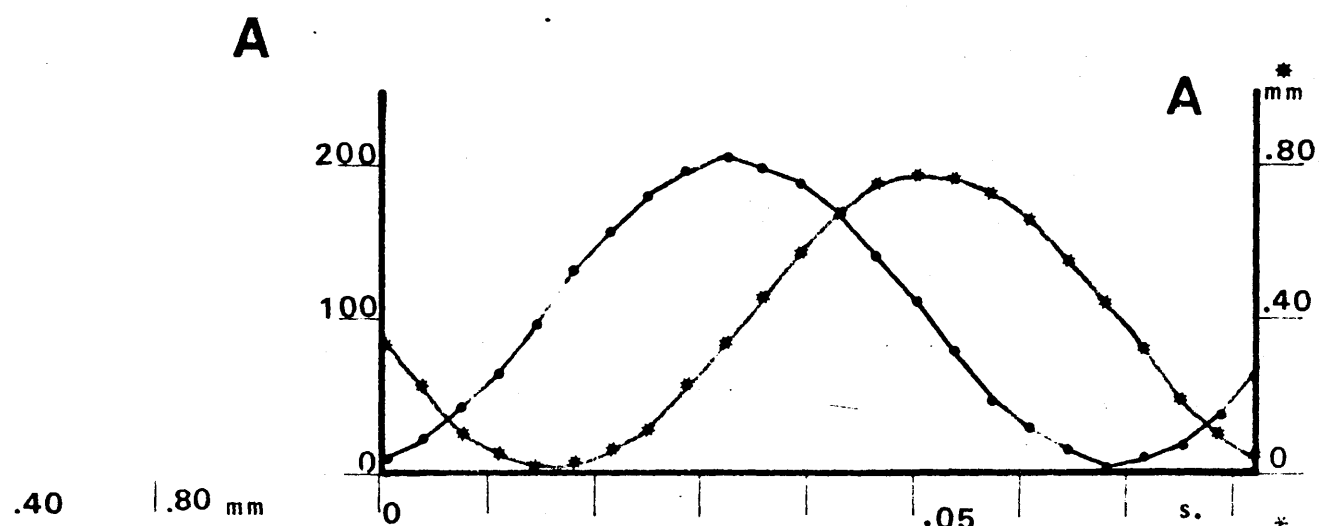
La gráfica inferior corresponde a la forma del estímulo.  
 El resto representan la variación de frecuencia de descarga ante frecuencias crecientes indicadas por las cifras de el margen derecho. La marca en ordenadas es de 100 impulsos

mínimo puesto que el máximo de la respuesta coincide con el máximo de la amplitud de entrada y en cambio a alta frecuencia es lógico que si el receptor es sensible a la velocidad al incrementarse esta la respuesta debe coincidir con el punto de máxima velocidad que para una función seno está precisamente en 90° de adelanto de fase respecto a la función original.

Es posible evidenciar de forma todavía más clara esta doble sensibilidad del receptor comparando simultáneamente la respuesta con las curvas correspondientes a estiramiento y velocidad de estiramiento y estudiar las figuras de Lissajous de ambas. En la figura 5.20 se compara para dos frecuencias de estiramiento distintas, 0,62 y 14,08 Hz. respectivamente, la relación entre estiramiento y frecuencia de descarga en la parte de la gráfica marcada con A y entre velocidad de estiramiento y frecuencia de descarga, también, en la zona señalada con B. El eje de ordenadas del margen izquierdo de todas las gráficas corresponde a la escala de frecuencia de descarga, mientras que en el eje del margen derecho en la zona A se presenta la escala correspondiente al estiramiento en milímetros y en la zona B la correspondiente a velocidad en milímetros por segundo, con la misma distribución en las figuras de Lissajous pero en las abscisas. En lo que respecta al estiramiento el desfase es del orden de los 45° para la frecuencia de estimulación menor, mientras que para la mayor la salida se encuentra prácticamente en cuadratura de fase respecto de la entrada. En el caso



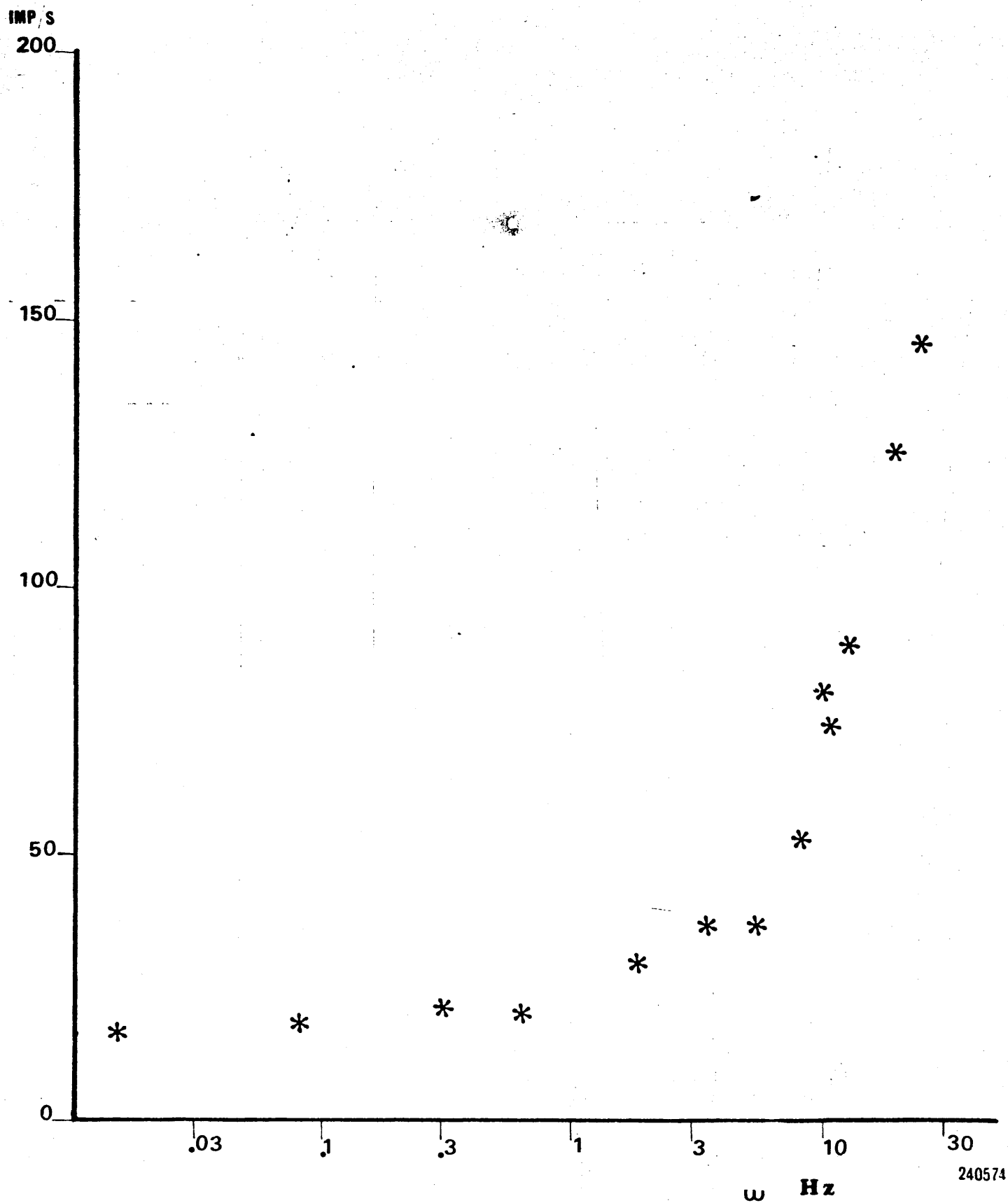
.62 Hz



de la velocidad de estiramiento es evidente que la salida pasa de estar en retardo de fase de unos  $45^\circ$  a situarse prácticamente en fase para la frecuencia de 14,08 Hz. La conclusión clara es que mientras para una frecuencia del orden de 0,62 Hz. el componente de respuesta a la amplitud es tan sólo algo mayor que el de respuesta a la velocidad, cuando esta se incrementa hasta los 14,08 Hz. el componente de respuesta a la velocidad se hace predominante de tal forma que las curvas de velocidad y respuesta son prácticamente superponibles.

La relación entre amplitud de salida y frecuencia de estimulación para un rango de 0,01 hasta 30 Hz. se muestra en la figura 5.21, la frecuencia para la cual el sistema pasa de responder predominantemente a la amplitud del estiramiento a responder a la velocidad se denomina frecuencia de corte y como se discutirá más adelante ya es posible fijarla en la zona de frecuencia de estimulación de 1 Hz. En la figura se ha representado en abscisas frecuencia de estímulo y en ordenadas frecuencia de respuesta, en impulsos por segundo, es evidente por otra parte que la relación dista bastante de la proporcionalidad.

Como resumen de lo anterior se incluye la figura 5.22 en que se intenta representar de forma general la variación en amplitud y fase con la frecuencia de estímulo para ello se ha representado en el eje Y en escala logarítmica la frecuencia de estímulo y en los ejes X y Z el valor de avance de



240574

FIGURA 5.21.- RELACION ENTRE LA FRECUENCIA DE ESTIMULACION Y LA AMPLITUD DE LA RESPUESTA.

fase entre entrada y salida y la amplitud de la salida respectivamente. Las curvas en línea continua corresponden a la forma de la sa lida y los trazos en línea discontinua la variación en fase y ampli tud y las cifras en el margen derecho los valores de la frecuencia de estimulación. Aparte de la posibilidad de comparar simultáneamente ambas variaciones esta forma de representación está en el origen del diseño de Bode sin mas que sustituir los valores de amplitud por los de ganancia. Es importante notar como el incremento en el avance de fase y en la amplitud de la salida son paralelos y se ha cen más evidentes a partir de las frecuencias de estimulación por encima de 1 Hz. confirmando el valor de la frecuencia de corte dado.



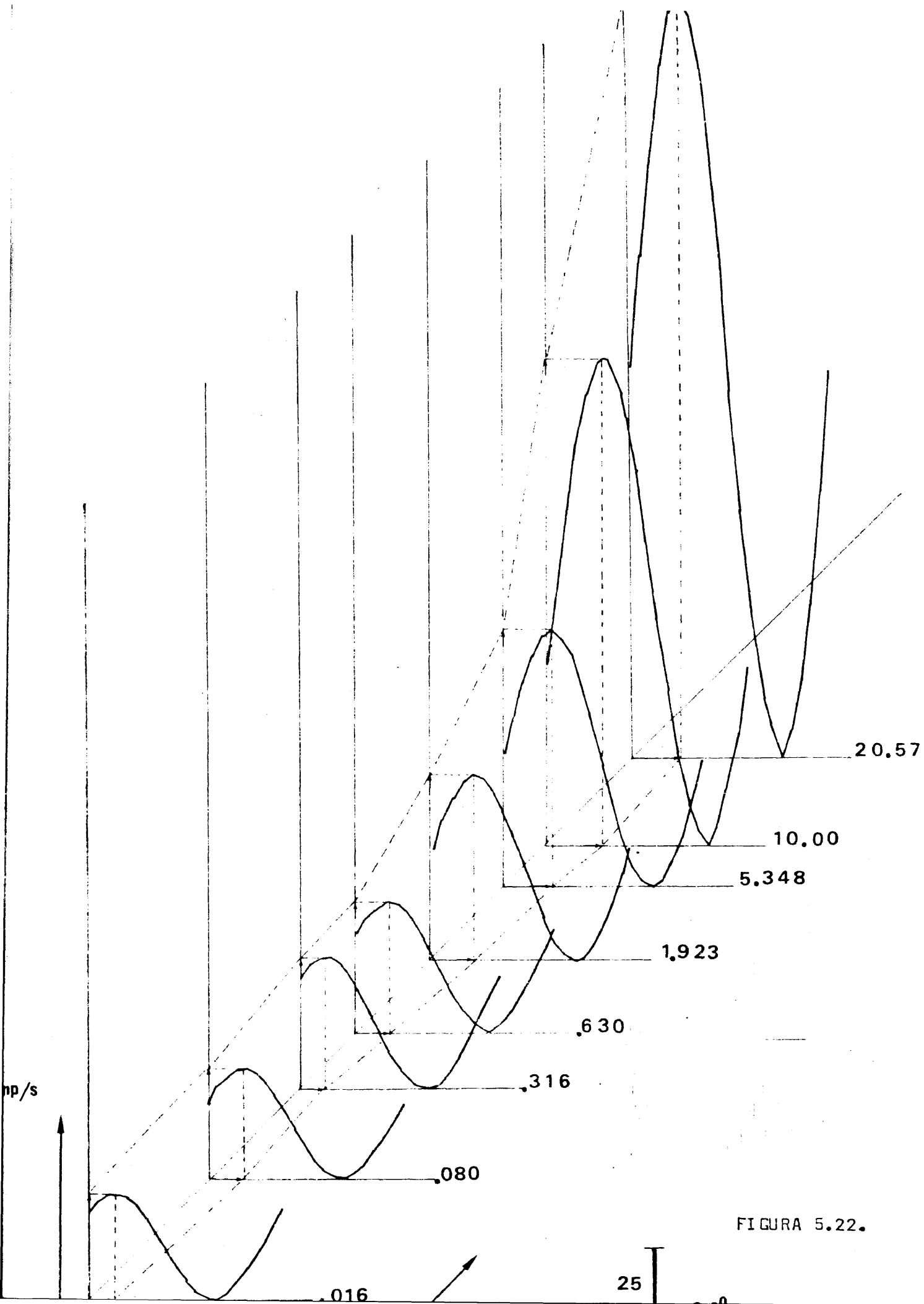


FIGURA 5.22.

## C A P I T U L O    I V

### RESPUESTA EN FRECUENCIA

La obtención de la respuesta en frecuencia requiere la introducción previa de los conceptos de sensibilidad y ganancia. Se denominará sensibilidad la razón entre las amplitudes de la salida y la entrada del sistema, en nuestro caso de la amplitud de la respuesta en impulsos por segundo respecto del estímulo en milímetros. El objeto de la introducción de este término es evitar tener que referirse a la amplitud de la entrada en la expresión de resultados, si el sistema es lineal y existe por tanto homogeneidad o proporcionalidad causa efecto para una determinada

frecuencia de estimulación el valor de la sensibilidad será único independientemente de la amplitud de la entrada y dependerá solamente de la frecuencia (véase sección de métodos de análisis).

En la figura 5.23 se muestra la evolución de la sensibilidad en función de la amplitud del estiramiento para una frecuencia de estimulación constante dentro de un rango de amplitudes de 0,1 a 0,8 mm.; la respuesta se presenta en ordenadas en impulsos por segundo por milímetro y el estímulo en abscisas en milímetros. Es evidente que nos encontramos ante una respuesta no lineal y que la sensibilidad en lugar de mantenerse constante disminuye conforme aumenta la amplitud del estiramiento. Los datos que se han presentado corresponden a los obtenidos para actividad global puesto que este resultado ya se conocía para la actividad unitaria. Cuando se plantearon los objetivos de este trabajo se presentó la hipótesis de que la ampliación del margen de trabajo que supone el utilizar como salida la actividad global permitía suponer que también se incrementaría el margen de linealidad del receptor, se acaba de ofrecer la prueba de que esto no es así y de que debemos renunciar a la utilización de la actividad global como forma de linealización de la respuesta y que por lo tanto se impone continuar con el siguiente punto en el planteamiento de objetivos.

Antes de ello conviene introducir el segundo concepto del que hablábamos al comienzo de este capítulo que es el de ganancia. Se define la ganancia como veinte ve-

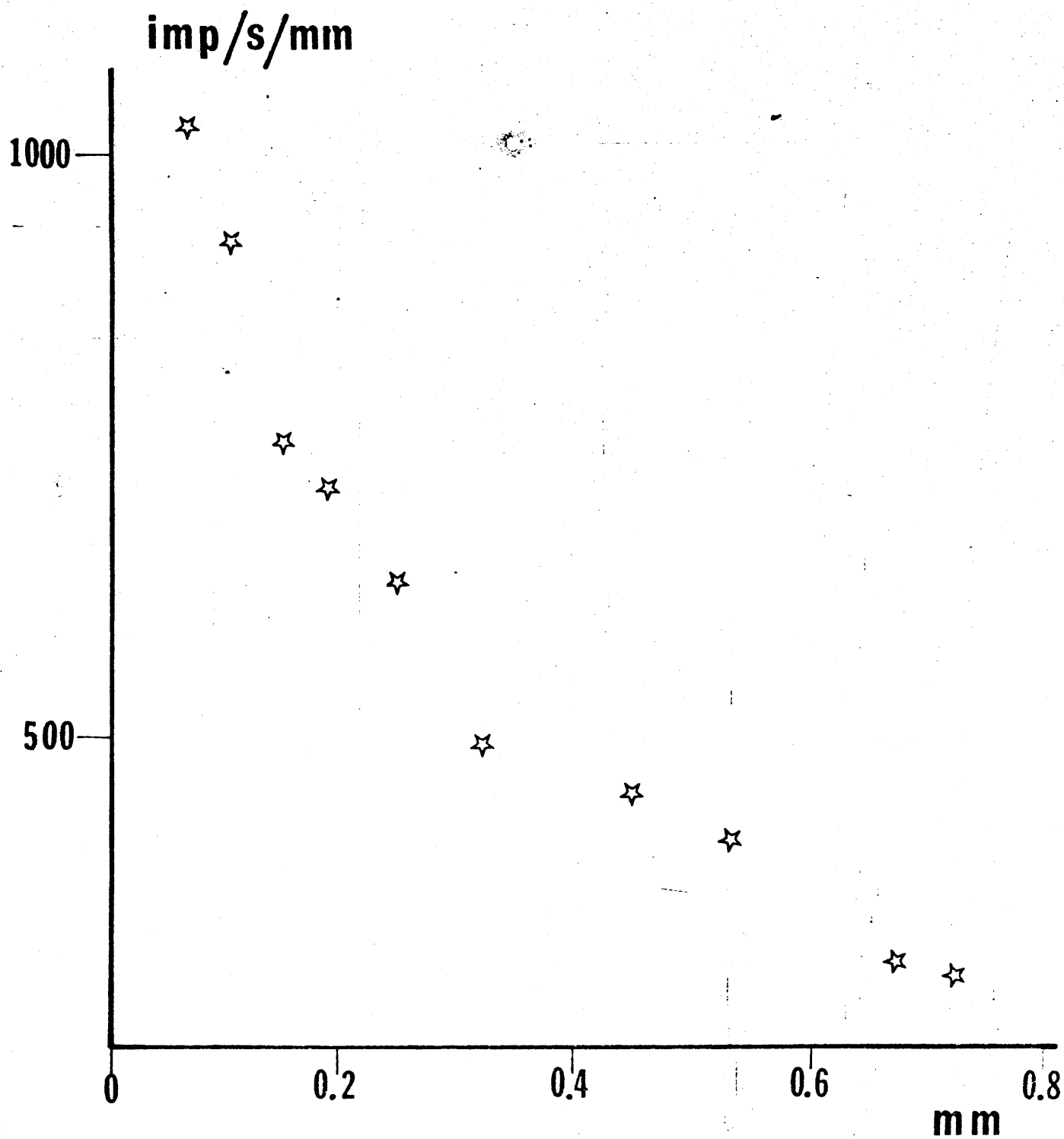


FIGURA 5.23.- RELACION ENTRE SENSIBILIDAD Y AMPLITUD DEL ESTIMULO

En abcisas se presenta amplitud de estimulación en mm y en ordenadas sensibilidad en impulsos por segundo por milímetro

ces el valor del logaritmo decimal de la sensibilidad. En el caso de que las magnitudes de entrada y salida vengan expresadas en las mismas unidades la ganancia será una magnitud adimensional que se expresa de forma apropiada en decibelios, aunque este no es nuestro caso mantendremos la nomenclatura decibelios puesto que es la costumbre en las publicaciones que tratan del tema incluso en Biología. Naturalmente en los sistemas lineales el valor de la ganancia que puede o no depender de la frecuencia de estimulación siempre ha de ser constante para una determinada frecuencia independientemente de la amplitud de la entrada puesto que la sensibilidad lo será.

Evidentemente en el caso que tratamos y si la sensibilidad depende de la amplitud de la entrada la ganancia también dependerá de esta. En efecto en la gráfica de la figura 5.24 se ha representado para una frecuencia de estimulación constante la relación entre amplitud del estiramiento, en milímetros en las abscisas y la ganancia, en decibelios en las ordenadas. Está claro que la ganancia disminuye con la amplitud de la entrada según una relación que se puede considerar proporcional dentro del rango utilizado, y representable mediante una recta de regresión que se ajusta bastante aceptablemente a los datos. Una relación como esta permite suponer que se han de obtener varias curvas de respuesta en frecuencia que dependerán de la amplitud de la entrada y que se discutirán más adelante.

La respuesta en frecuencia consisis

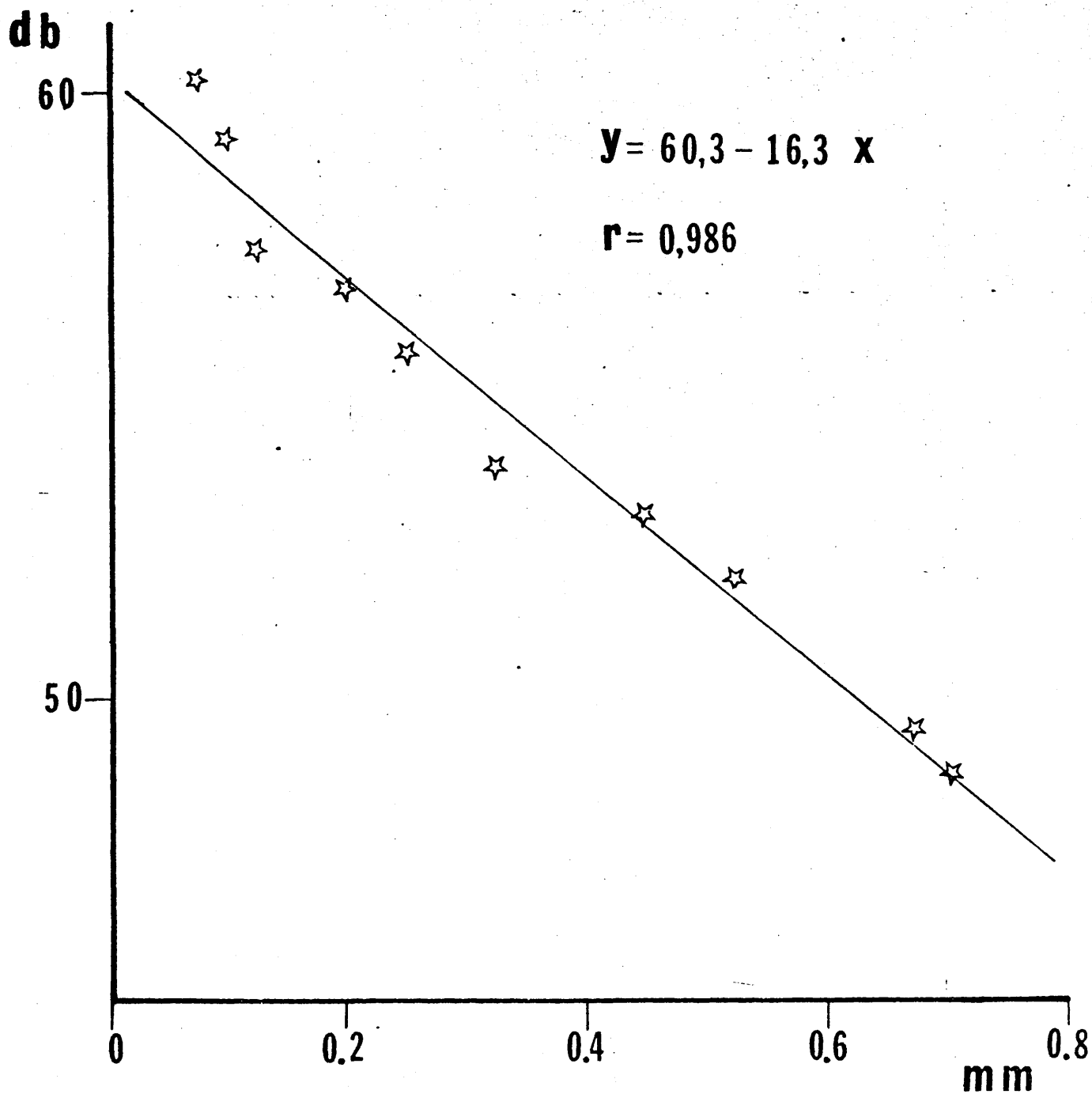


FIGURA 5.24.- RELACION ENTRE GANANCIA Y AMPLITUD DEL ESTIMULO.

Abcisas amplitud de estimulación en milímetros.

Ordenadas ganancia en decibelios (impulsos por se  
gundo por milímetro en escala logarítmica)

tirá (véase métodos de análisis) en la representación de los valores de ganancia y desfase versus frecuencia de estimulación y a par tir de ellos se obtendrán los valores del módulo y el argumento de la función de respuesta en frecuencia desde la cual se pasará a ob tener la función de transferencia.

Puesto que se acaba de demostrar que la utilización de la actividad global no permite linearizar la respuesta del sistema pasaremos al segundo punto de las hipótesis planteadas es decir la investigación de si la no linealidad se pue de explicar en base a la relación estiramiento tensión pasiva.

# 1.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL MUSCULO:TENSION VERSUS ESTI- RAMIENTO.

En el capítulo de objetivos de este trabajo se planteó la posibilidad de que algunas de las caracte-  
rísticas de la respuesta de los receptores al estiramiento podrían  
estar mediadas por la transformación que sufriría el estímulo apli-  
cado al músculo, la variación de su longitud, al generar una tensión  
pasiva que podría ser el estímulo real de la terminación sensible.  
Si se intentan explicar por este proceso las características de no  
linealidad del receptor es necesario investigar la respuesta en fre-  
cuencia del músculo considerado como un sistema cuya entrada es la  
variación de longitud y su salida la variación de tensión generada  
por la entrada en base a las propiedades elásticas del músculo.

En la figura 5.25 se han represen-  
tado los resultados obtenidos en un análisis de este tipo utilizan-  
do tres amplitudes diferentes de estiramiento. En las abscisas y en  
escala logaritmica se representa la frecuencia de estimulación en  
Hz. En ordenadas en la parte superior de la gráfica la ganancia en  
decibelios y en la parte inferior el desfase en radianes. Los resul-  
tados se presentan normalizados de forma que el valor de la ganancia  
a bajas frecuencias se hace coincidir con los cero decibelios. El  
rango de frecuencias utilizado coincide con el empleado para el aná-  
lisis de los receptores y como se puede observar la respuesta, tanto



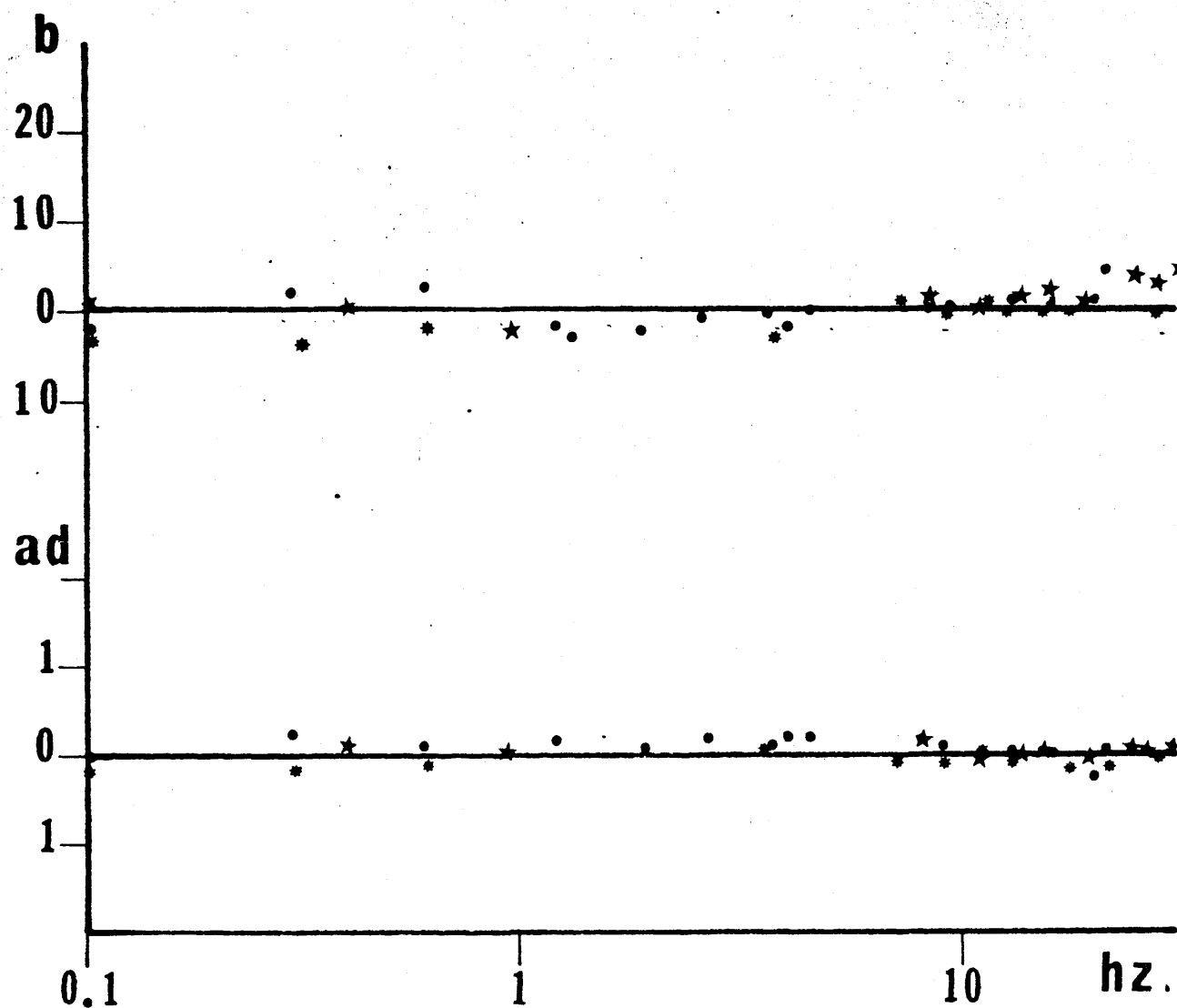


FIGURA 5.25.-FUNCIÓN DE RESPUESTA EN FRECUENCIA PARA EL MUSCULO.

Abcisas en escala logaritmica frecuencia de estimulación.  
 Ordenadas en la parte superior ganancia y en la inferior  
 desfase, la primera en decibelios y el segundo en radianes

para la ganancia como para la fase es prácticamente plana en el rango de estimulación utilizado. Los resultados son independientes de la amplitud del estiramiento y por lo tanto el sistema puede ser considerado como lineal y además del tipo de control proporcional.

Estos resultados son coincidentes con los publicados por POPPEL y BOWMANN (1969, 1970) para el mismo músculo que el utilizado por nosotros y también "in vitro" pero con estiramientos del orden de las decenas de micras. Como se discutirá más adelante los resultados sugieren que el músculo tenuissimus se comporta como un elemento elástico puro y el hecho de que incluso para amplitudes como las utilizadas por nosotros se comporte de forma lineal y proporcional no es de extrañar dado que mientras que los autores citados utilizaban fragmentos de músculo de una longitud de uno o dos centímetros, nosotros hemos utilizado el músculo casi íntegro y el cambio de longitud que introducimos es del orden del 1% de la longitud "in situ". En conclusión y puesto que el músculo se podría asumir como un elemento elástico en serie la relación estiramiento tensión sería proporcional y la respuesta del receptor aún aceptando que dependiese de la tensión más que del estiramiento no podría ser explicada en sus características de no linealidad en base a la transformación estiramiento tensión. El problema queda abierto en los que respecta a otros músculos con caracteres físicos distintos al estudiado y que incluyan en su comportamiento características viscoelásticas que no se encuentran en el tenuissimus.

## 2.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL RECEPTOR : FRECUENCIA VERSUS ESTIRAMIENTO.

Los resultados que se han presentado en las páginas anteriores conducen a rechazar las hipótesis previas acerca de la posibilidad de linearizar el sistema a estudiar con el objeto de ampliar el rango del análisis y hacerlo válido para amplitudes de estímulo que se aproximen más a las condiciones reales en el organismo que las utilizadas hasta ahora. Puesto que hay que rechazar las dos posibilidades planteadas se imponía renunciar al análisis lineal o recurrir a alguno de los métodos que se describen en la sección de métodos de análisis en el capítulo de análisis de sistemas no lineales. Allí se explican las razones para escoger el método de aproximación por el primer armónico y cómo el resultado será obtener una familia de curvas que ya no dependerán solamente de la frecuencia de estimulación sino también de la amplitud del estiramiento.

Procediendo de esta forma se obtienen resultados como los que se presentan en la figura 5.26. Se trata de un experimento en el que se ha estudiado la respuesta en frecuencia para la actividad correspondiente a una fibra única, cuando se somete el músculo a estiramientos del orden de 0,350 mm. de forma sinusoidal y con un rango de frecuencia angular entre 0,08 y

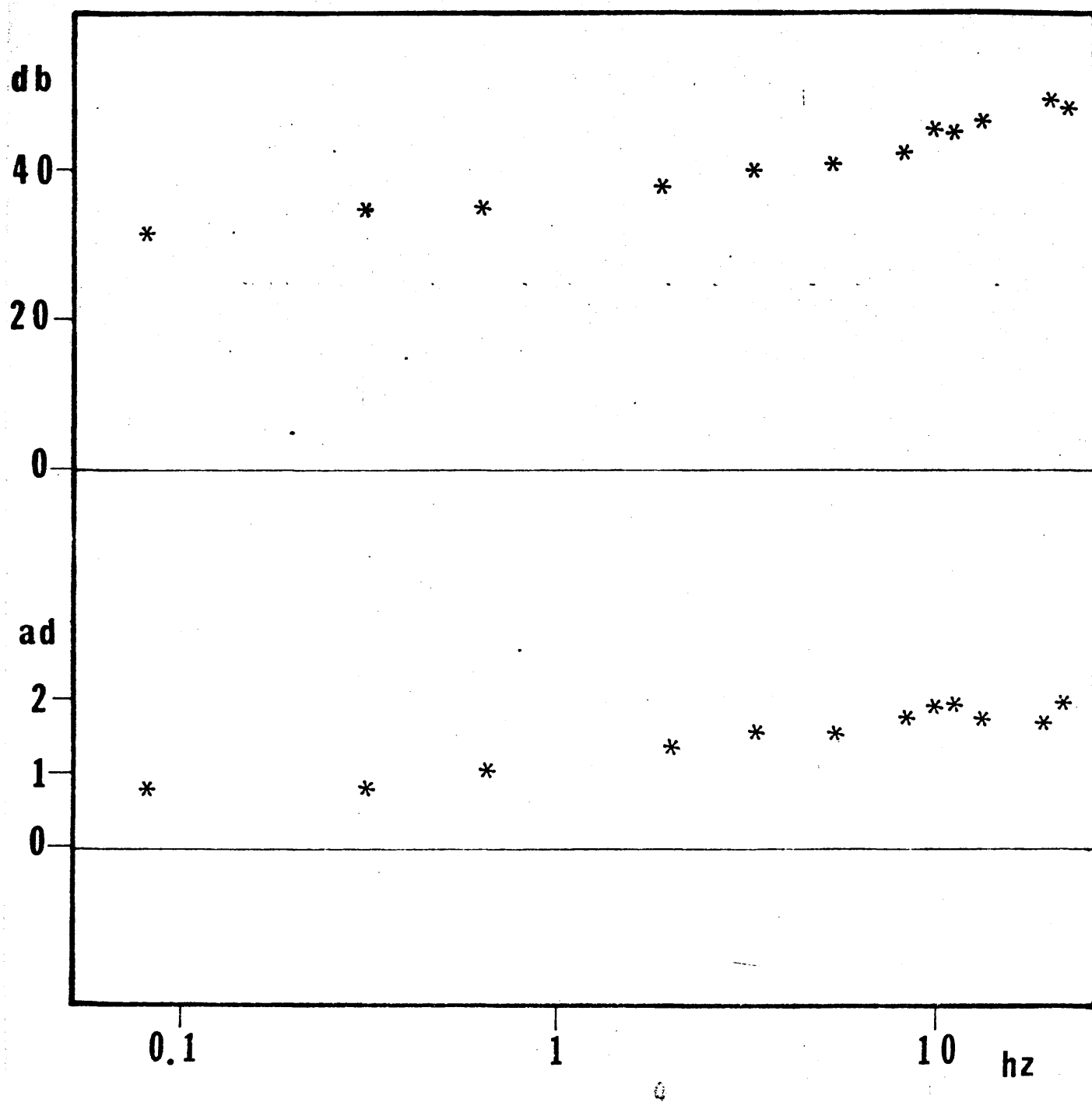


FIGURA 5.26.-RESPUESTA EN FRECUENCIA PARA UNA FIBRA AISLADA

La amplitud del estiramiento fué de 0,350 mm. Explicación en el texto.

20 Hz. En abscisas se presenta como siempre en escala logarítmica la frecuencia de estimulación y en ordenadas en la parte superior la ganancia en decibelios y en la inferior el desfase en radianes. Como referencia se dibujan las líneas correspondientes a cero decibelios y cero radianes. Para bajas frecuencias de estimulación, menores de 1 Hz., los valores de ganancia se sitúan paralelos a la línea de cero decibelios y con un valor próximo a los 36 dB., mientras que los del ángulo de fase son también paralelos pero a la línea de cero radianes con un valor de 0,8 rad. aproximadamente. A altas frecuencias, la ganancia aumenta de forma más o menos lineal con el incremento de la frecuencia y con una pendiente de casi 20 dB por década mientras que, en lo que se refiere a la fase, se observa primero un aumento hasta el valor de 1,6 rad. a partir de cuyo nivel se estabiliza y se mantiene en ese valor.

Si ahora analizamos lo que ocurre cuando se varía la amplitud del estiramiento los datos obtenidos confirman lo que era de esperar en función de los ya presentados. En efecto cuando se aumenta la amplitud de la entrada el valor de la ganancia disminuye como se demuestra en la figura 5.27. Se trata de la respuesta en frecuencia, en este caso para la actividad global, obtenida al someter el músculo a estiramientos de tres amplitudes distintas 0,150 mm. (los resultados se representan en puntos), 0,800 mm. (representados mediante estrellas) y 1,500 mm. (mediante asteriscos). La significación de los ejes de coordenadas es idéntica a la figura anterior y a todas las que siguen. En lo que respecta a las curvas

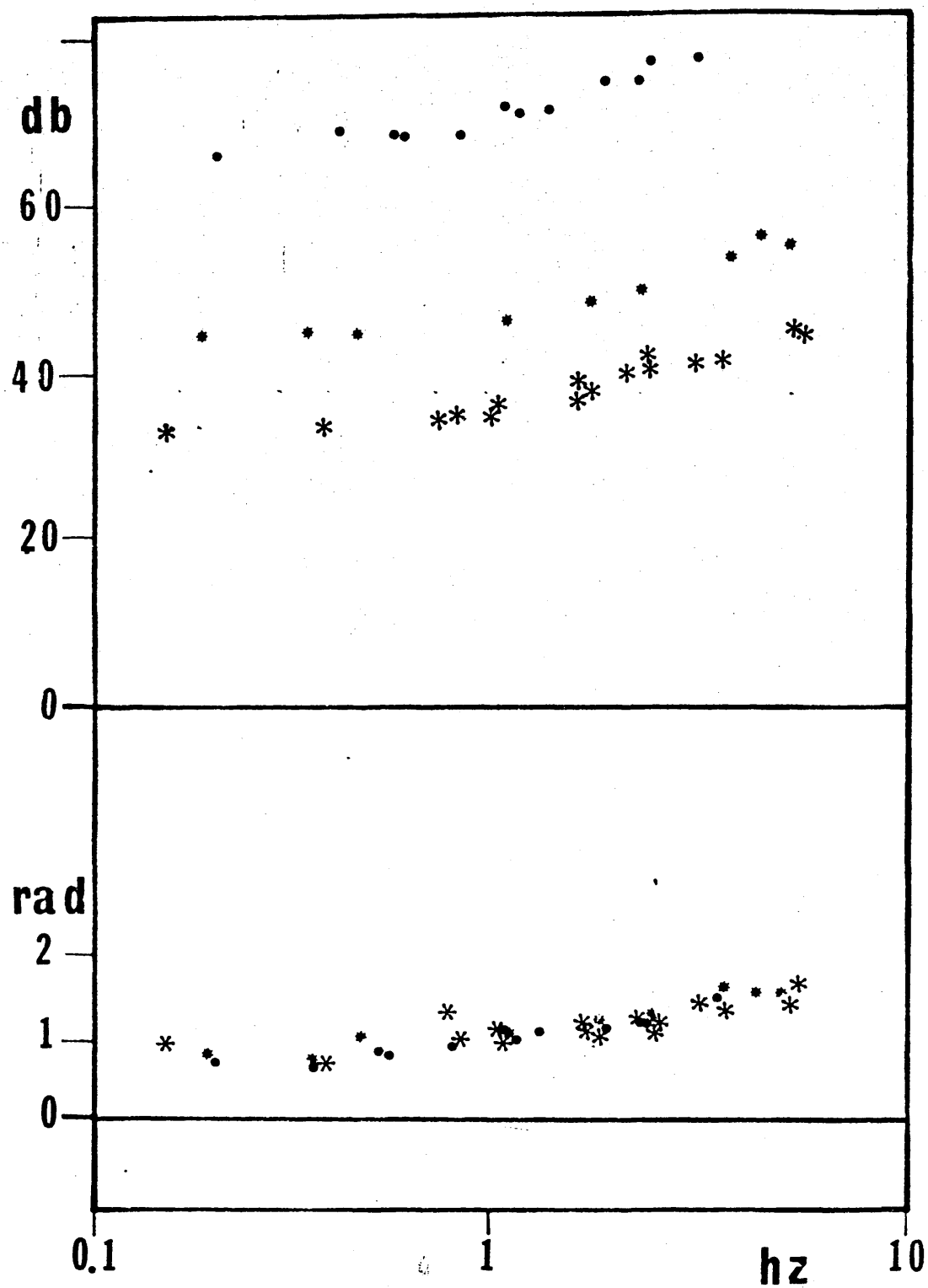


FIGURA 5.27.- RESPUESTA EN FRECUENCIA PARA ACTIVIDAD GLOBAL CON TRES AMPLITUDES DE ESTIRAMIENTO DISTINTAS.

Los valores de amplitud de estímulo fueron de 0,150 mm (puntos), 0,800 mm. (estrellas) y 1,500 mm (asteriscos).

de ganancia el primer hecho importante es el parecido entre ellas de manera que el efecto de la variación de amplitud no modifica su forma sino que las desplaza paralelamente una distancia en decibelios que depende precisamente de dicha amplitud. Así la diferencia entre las tres curvas corresponde al valor absoluto de la ganancia que para bajas frecuencias es del orden de 70 dB. para el estímulo de 0,150 mm.; pasa a ser de 45 dB para el de 0,800 y finalmente disminuye hasta 35 dB para los 1,500 mm. En lo que se refiere al aspecto de las tres curvas es similar al descrito para la respuesta unitaria, paralela a cero decibelios para bajas frecuencias y con una pendiente de 20 dB por década para las altas, siempre con una zona de cambio alrededor de la frecuencia de 1 Hz. En lo que se refiere a la fase destaca la no existencia de diferencias relacionadas con la amplitud del estiramiento y por lo demás el aspecto de las curvas es también similar a la actividad unitaria, paralelo a cero rad. para bajas frecuencias seguido de un aumento y estabilización para las altas a un nivel de 1,6 rad.

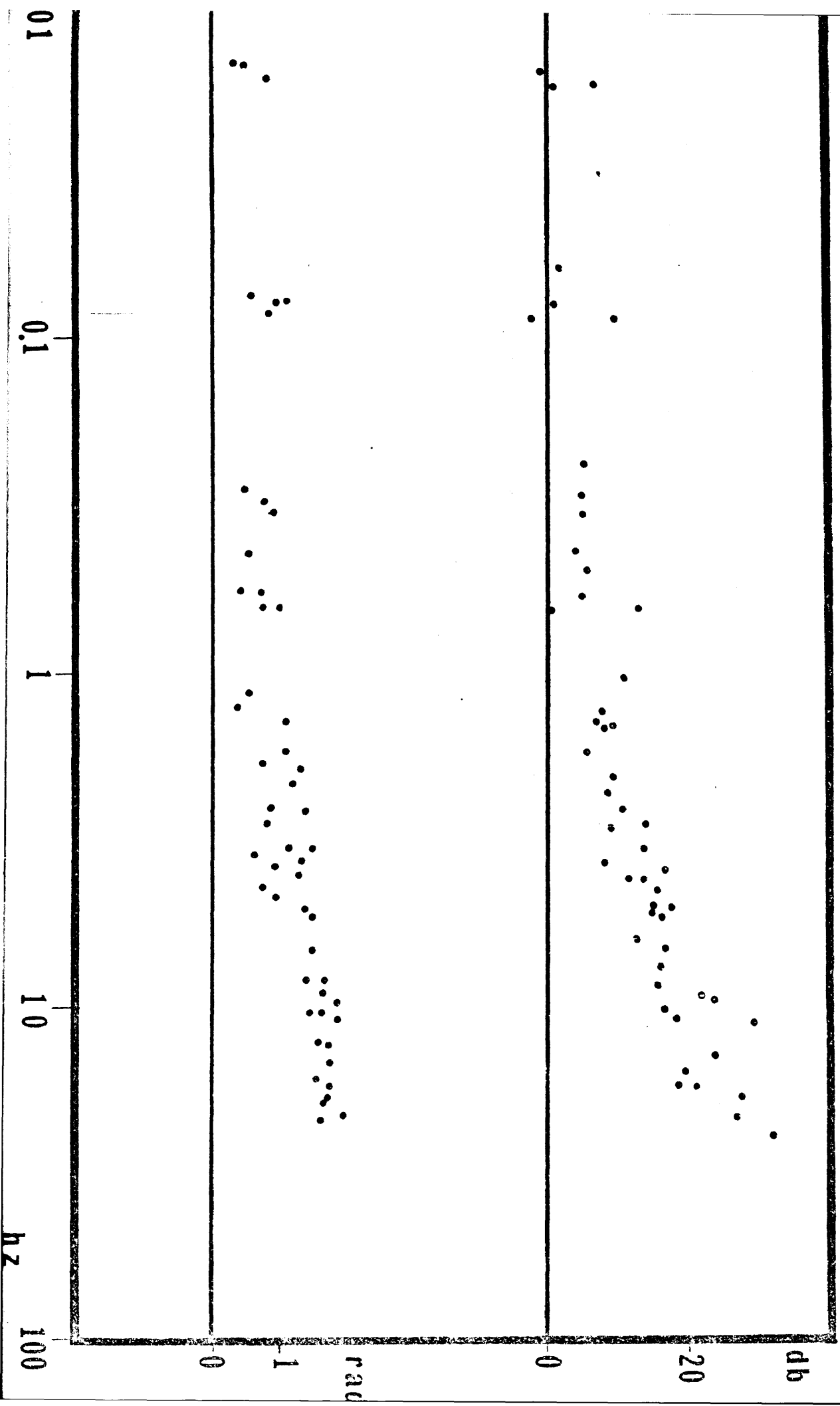
Parece por lo tanto que las características de no linealidad se limitan a una disminución de la ganancia, naturalmente a causa de una disminución de la sensibilidad, sin que se altere la forma de la curva de respuesta en frecuencia. Si esto es así será posible proponer una función de transferencia válida para cualquier amplitud de entrada con la única condición de que incluya un término que de cuenta de dicha variación y que

consistirá en la adición de un determinado valor constante para cada frecuencia de estimulación y que dependerá de la amplitud de la entrada.

Si lo que acabamos de exponer es cierto los resultados obtenidos para amplitudes de entrada distintas podrán ser normalizados tomando como cero decibelios la ganancia para las frecuencias más bajas y en este caso el resto de las gráficas deberá coincidir demostrando que la única diferencia es el valor absoluto de la ganancia y no la forma de la función. Como consecuencia adicional los valores del ángulo de fase serán similares para todos los experimentos puesto que en un supuesto como el presentado sólo dependen de la forma de la función y no de su valor absoluto. En estas condiciones y supuesto que la hipótesis es cierta el total de resultados se podrá tomar como el de un experimento único a efectos de estudiar la forma de la función de respuesta en frecuencia.

En la figura 5.28 se ha procedido de esta forma representando los resultados de seis experimentos distintos con seis fibras aisladas diferentes en que se utilizaron amplitudes de entrada también distintas entre 0,100 y 1,100 mm. Los resultados se expresan normalizados a cero decibelios para las bajas frecuencias y los ejes de coordenadas tienen el mismo significado que en las figuras anteriores. Pese a tratarse de experimentos completamente diferentes se observa un alto grado de similitud en





resultados de ganancia y fase.

Cuando en lugar de los resultados de actividad unitaria se estudian los de actividad global en el nervio se obtienen los de la figura 5.29 que corresponde a datos normalizados para siete experimentos dentro de un rango de amplitudes similar entre 0,100 y 1,400 mm. En uno de los experimentos no se han determinado los resultados correspondientes a ángulo de fase que por lo tanto faltan en la gráfica. Como se puede observar los resultados confirman los ya presentados en el sentido de encontrar una coincidencia algo mayor que para la actividad unitaria entre los distintos experimentos y por lo tanto confirmando la hipótesis de que cualitativamente se trata de la misma función de transferencia.

Hasta aquí se han venido presentando indistintamente datos que se referían a actividad global y actividad unitaria. Desde el punto de vista de las acciones reflejas y del envío de información sensorial a los centros superiores no es posible considerar como idénticos ambos tipos de conclusiones. Es importante por lo tanto comprobar si a nivel de las características de funcionamiento exclusivamente periférico del receptor es o no válido el asumir que se puedan estudiar estas sin diferenciar el tipo de registro de que se trata. Se ha indicado ya que la respuesta al estiramiento sinusoidal se diferencia en que la amplitud de la función que representa la frecuencia de descarga es mayor para la actividad global que para la unitaria como resultado natural del

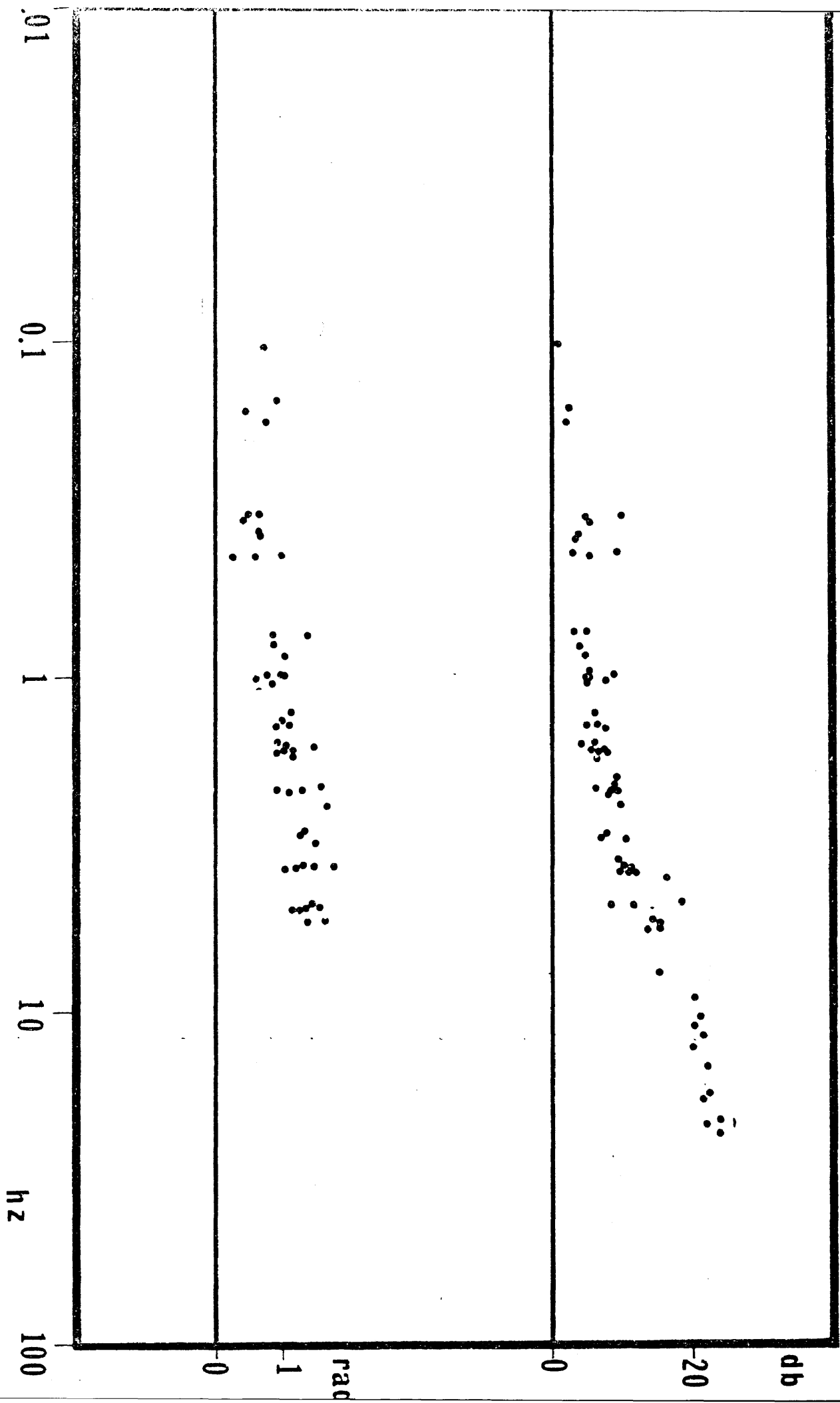


FIGURA 5.29

número de fibras registrado en la primera. Se trata de comprobar ahora si es esta la única diferencia o bien existen otras que alteren la forma de la respuesta en frecuencia. En el caso de que la única diferencia fuese la ya señalada el proceso de normalización en la expresión de resultados la eliminaría y estos deberán de coincidir.

Esto es precisamente lo que ocurre como se demuestra en la figura 5.30 en que se han representado los datos de los trece experimentos reseñados de forma independiente anteriormente, marcando con puntos los datos de actividad global y con estrellas los de unitaria. Como siempre en abscisas se sitúa la frecuencia de estimulación y en ordenadas ganancia y ángulo de fase en la zona superior e inferior de la gráfica respectivamente. La función de respuesta en frecuencia para el conjunto de los datos continúa siendo una línea paralela a cero decibelios para bajas frecuencias y otra con pendiente de 20 decibelios por década para las altas. El ángulo de fase se mantiene en valores inferiores a un radián para bajas frecuencias y aumenta para luego estabilizarse a 1,6 radianes para las altas.

En conclusión los datos que se presentan indican que la forma de la función de respuesta en frecuencia es independiente de la amplitud de la entrada con que se excita al sistema y del tipo de registro que se analice sea este global o unitario, modificándose tan sólo en los valores absolutos de la ganancia que son menores cuanto mayor es la amplitud del estímulo o menor el número de fibras bajo análisis.

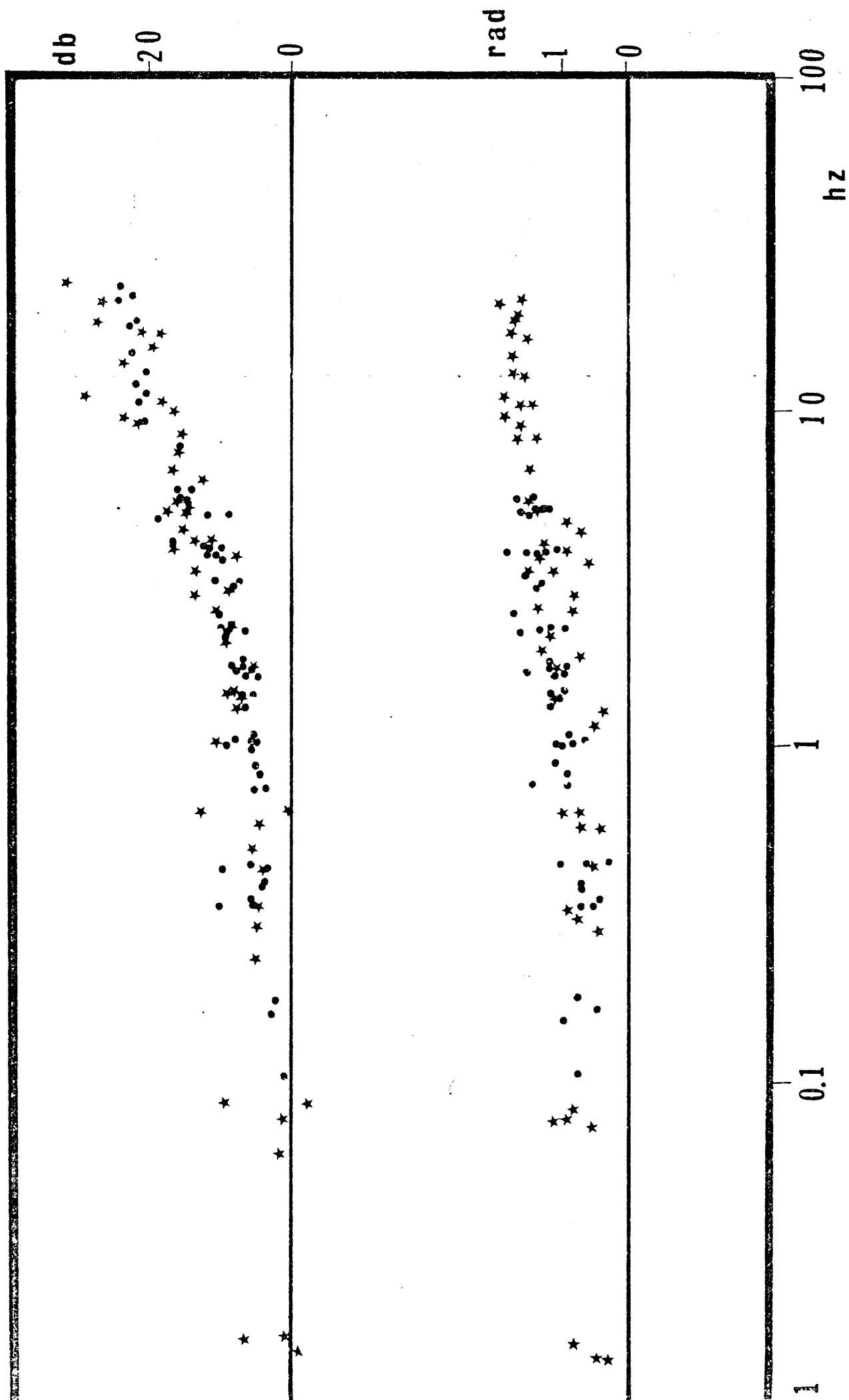


FIGURA 5.30

### 3.- RESPUESTA EN FRECUENCIA DEL RECEPTOR: FRECUENCIA VERSUS TENSION PASIVA.

El estudio de la función de respuesta en frecuencia considerando como la entrada del sistema la tensión pasiva generada por el estiramiento en lugar de este se planteó como una posibilidad de linearización de los resultados para explicar las características no lineales de la respuesta, en particular en lo que se refiere a la dependencia de la amplitud de entrada. Sin embargo y como ya se ha indicado al comienzo de este capítulo la relación estiramiento tensión en el rango en que hemos experimentado ha resultado ser lineal y por lo tanto la única diferencia encontrada para los resultados en que se considera como entrada la tensión ha sido referente al valor absoluto de la ganancia que depende de las unidades en que se exprese el valor de la amplitud de la tensión.

Todo lo dicho acerca del estiramiento es por lo tanto extrapolable a propósito de la tensión con la única diferencia de un factor de proporcionalidad. Como simple ilustración de lo dicho se presenta la figura 5.31 en que se representa la función de respuesta en frecuencia para el receptor si se considera como entrada y estímulo la tensión pasiva. El significado de los ejes de coordenadas es idéntico al de figuras anteriores

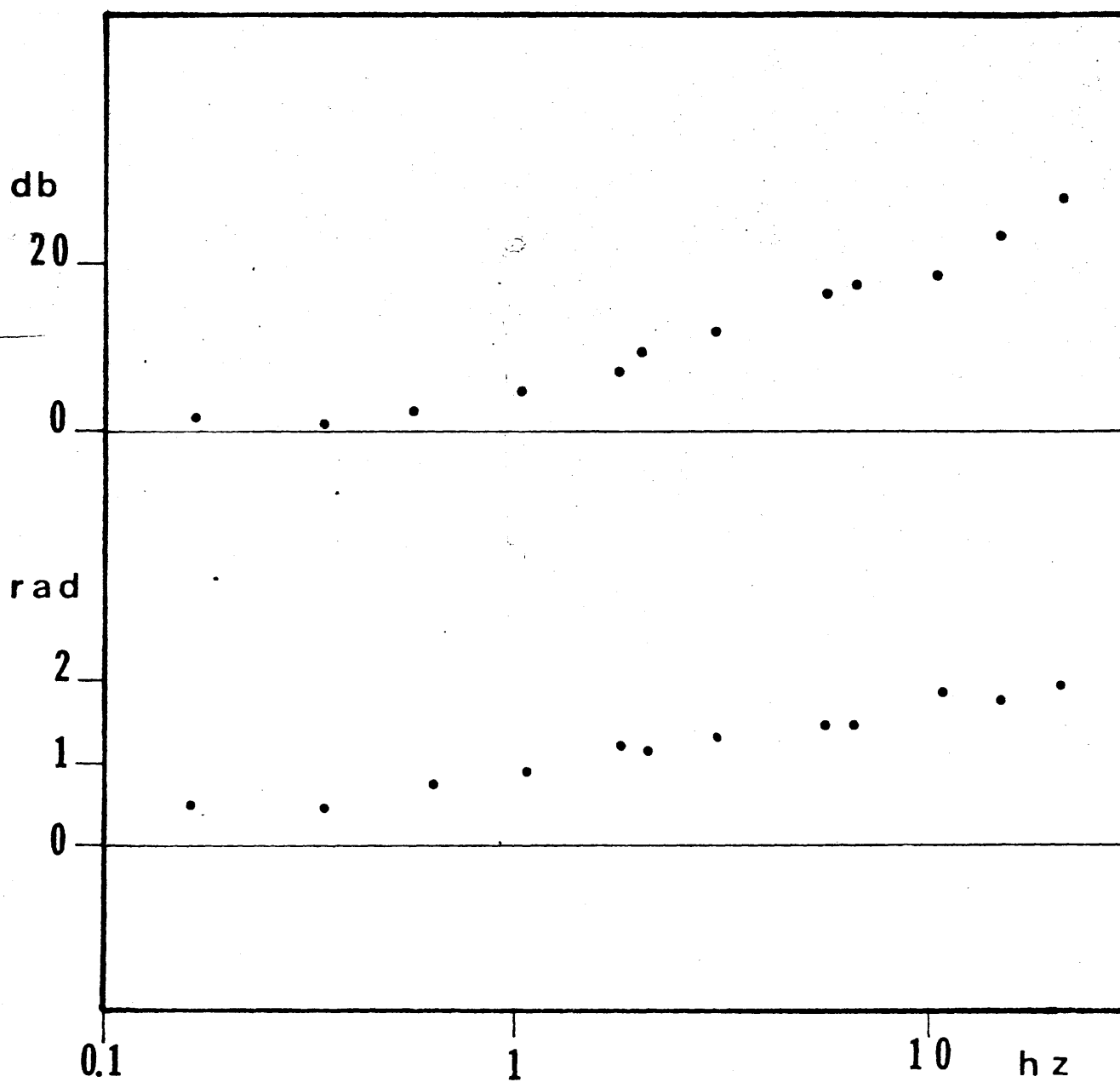


FIGURA 5.31.--RESPUESTA EN FRECUENCIA PARA UNA FIBRA AISLADA CONSIDERANDO COMO ENTRADA LA TENSION PASIVA.

Abcisas frecuencia de estimulación en escala logarítmica.

Ordenadas en la parte superior ganancia (impulsos por segundo por milígramo en escala logarítmica) y en la parte inferior desfase en radianes.

pero se deberá tener en cuenta que la ganancia tendrá las dimensiones de impulsos por segundo por milígramo de tensión. Se trata de resultados correspondientes a registro de fibra aislada y que se han presentado normalizados. La ganancia es en estas condiciones de cero decibelios para frecuencias bajas y se incrementa para altas frecuencias con una pendiente de 20 decibelios por década. El ángulo de fase pasa de valores de 0,5 radianes a 1,6 para bajas y altas frecuencias respectivamente

Como se puede comprobar una vez eliminado el factor de proporcionalidad estiramiento tensión por la normalización de los resultados estos coinciden prácticamente con los referentes a la respuesta en frecuencia para el estiramiento.



## C A P I T U L O    V

### FUNCION DE TRANSFERENCIA

Como se ha indicado en la sección de métodos de análisis el objetivo de la representación gráfica de la función de respuesta en frecuencia es obtener, a partir de ella, la función de transferencia del sistema en estudio. El proceso, en la práctica, se reduce a comparar la representación con la de las cuatro formas fundamentales de términos posibles en una función de transferencia y puesto que la representación de Bode se hace en

escala doble logarítmica el proceso queda simplificado al sustituir los productos y cocientes de términos por la adición o sustracción gráfica de las correspondientes representaciones o de sus asíntotas.

En función de los resultados presentados el caso más sencillo es el del músculo en que se considera la respuesta en forma de tensión pasiva ante un estímulo que es el estiramiento sinusoidal. En el capítulo V de métodos de análisis se muestra que la representación de la función de respuesta en frecuencia de la forma:

$$G(j\omega) = K$$

consiste, en lo que respecta a ganancia en una línea paralela a la de cero decibelios y en lo que respecta a fase en otra, también paralela a la de cero radianes y que coincide con esta para cualquier valor de la frecuencia de estímulo. La ganancia se mantiene por lo tanto constante y con un valor que es precisamente de :

$$A = 20 \log_{10} K$$

Puesto que la función de respuesta en frecuencia para el músculo se ha visto que coincide básicamente en sus características con lo que se acaba de exponer es lógico aceptar para esta una función como la indicada. Los datos relativos al sistema estiramiento tensión se han presentado normalizados y por ello el valor de la ganancia aparecía como cero, pero en la rea

lidad el valor obtenido para la ganancia experimentalmente ha sido de :

$$A = -18,71 \quad (\pm 2,57)$$

el valor de K se determinará sustituyendo este valor en la expresión que lo define y tendremos:

$$A = -18,71 = 20 \log K \quad , , \text{ de donde:}$$

$$K = 1,160 \cdot 10^{-1} \quad , , \text{ con las dimensiones de miligramos por milímetro de estiramiento.}$$

La función de transferencia será por lo tanto de la forma:

$$G(p) = 1,160 \cdot 10^{-1}$$

puesto que del dominio de  $j\omega$  se pasa al de  $p$  simplemente sustituyendo.

Recordando la definición de función de transferencia:

$$G(p) = \mathcal{L} [s(t)] / \mathcal{L} [e(t)] = S(t) / E(t) = 1,160 \cdot 10^{-1}$$

la ecuación general del sistema quedará :

$$s(t) = \mathcal{L}^{-1} [ 1,160 \cdot 10^{-1} E(t) ]$$

o lo que es lo mismo realizando la transformada inversa:

$$s(t) = 1,160 \cdot 10^{-1} e(t).$$

Esta ecuación es precisamente la que corresponde a un resorte:

$$F = - kx$$

simplemente sustituyendo  $F$  por la tensión pasiva y  $x$  por el estiramiento y siendo el valor de  $K$  el correspondiente al coeficiente de elasticidad  $k$ . El signo negativo surge simplemente de considerar la fuerza generada como de sentido opuesto al desplazamiento dado que se opone a este. En conclusión el músculo tenuissimus dentro del rango de amplitudes y frecuencias estudiado se puede sustituir por un sistema elástico puro situado en serie.

En la figura 5.32 se muestra en línea discontinua la representación gráfica de una función como la deducida y mediante puntos los resultados experimentales obtenidos comprobándose el ajuste casi perfecto entre ambos.

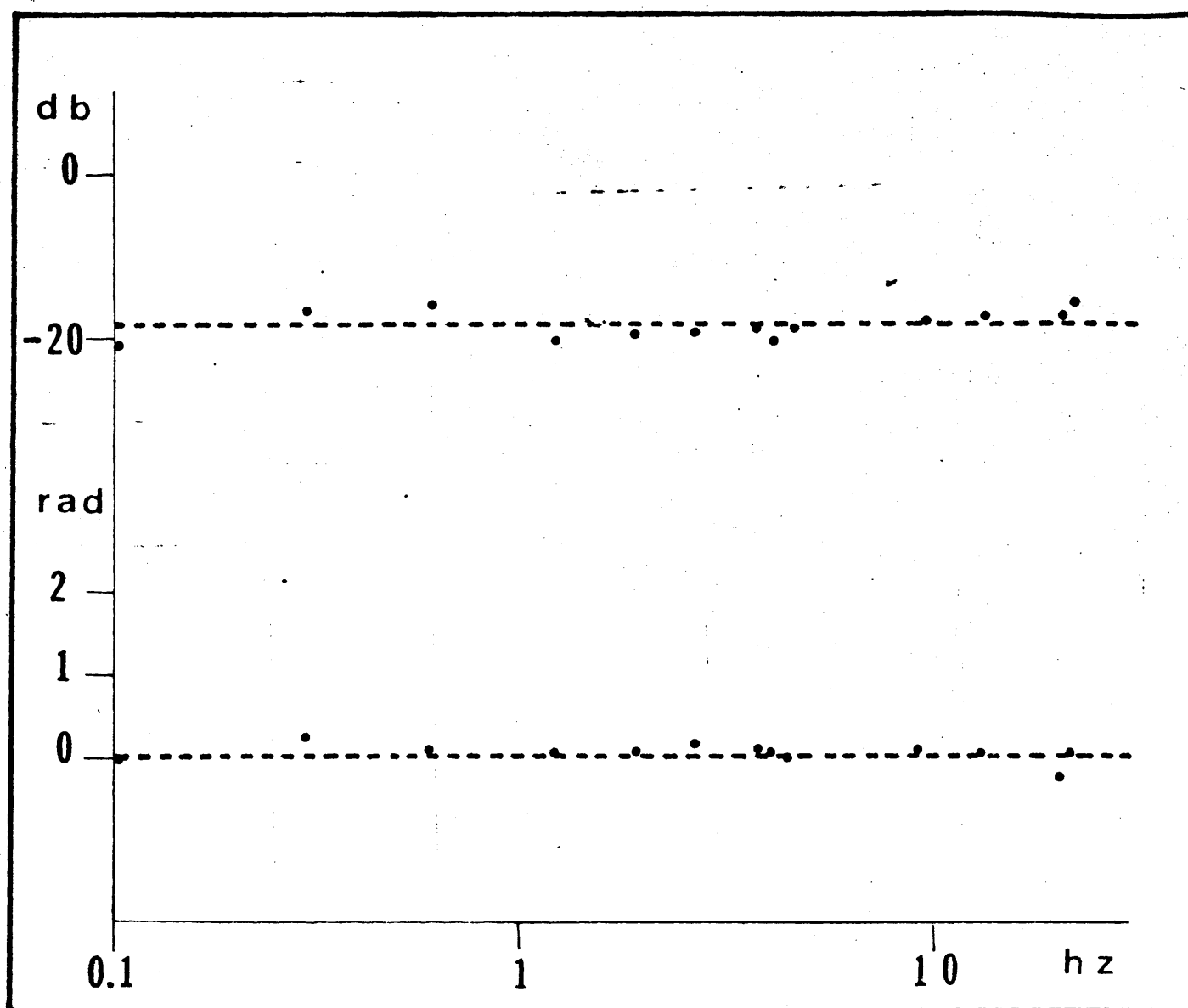


FIGURA 5.32.- REPRESENTACION DE LA FUNCION DE TRANSFERENCIA PARA EL MUSCULO Y DE LOS DATOS EXPERIMENTALES A LOS QUE SE DEBE AJUSTAR.

Véase el texto.

## 1.- FUNCION DE TRANSFERENCIA PRO- PUESTA PARA EL HUSO MUSCULAR.

Se ha señalado repetidas veces que el objetivo ideal de este trabajo es proponer una función de transferencia lo más general posible para el huso muscular. Comenzaremos por lo tanto ajustando los datos obtenidos en forma normalizada para continuar, después con las características dependientes de la amplitud de entrada y el tipo de registro.

En la figura 5.30 se demostró que existían una serie de caracteres comunes en la forma de la respuesta en frecuencia cuando se expresan los resultados normalizados. Los datos más importantes se refieren al aumento lineal de ganancia para altas frecuencias y al valor de casi  $90^\circ$ , esto es  $1,57 \text{ rad.}$ , de desfase a altas frecuencias. En el capítulo V de métodos de análisis se ha señalado que la función de la forma:

$$G(j\omega) = 1 + j\omega\tau$$

se caracteriza precisamente por cumplir estas condiciones como se puede comprobar mediante inspección de la figura 4.8. con una pendiente para la ganancia de 20 decibelios por década a partir de la frecuencia de corte.

El parámetro a estimar es precisamente el de la frecuencia de corte puesto que esta resulta ser:

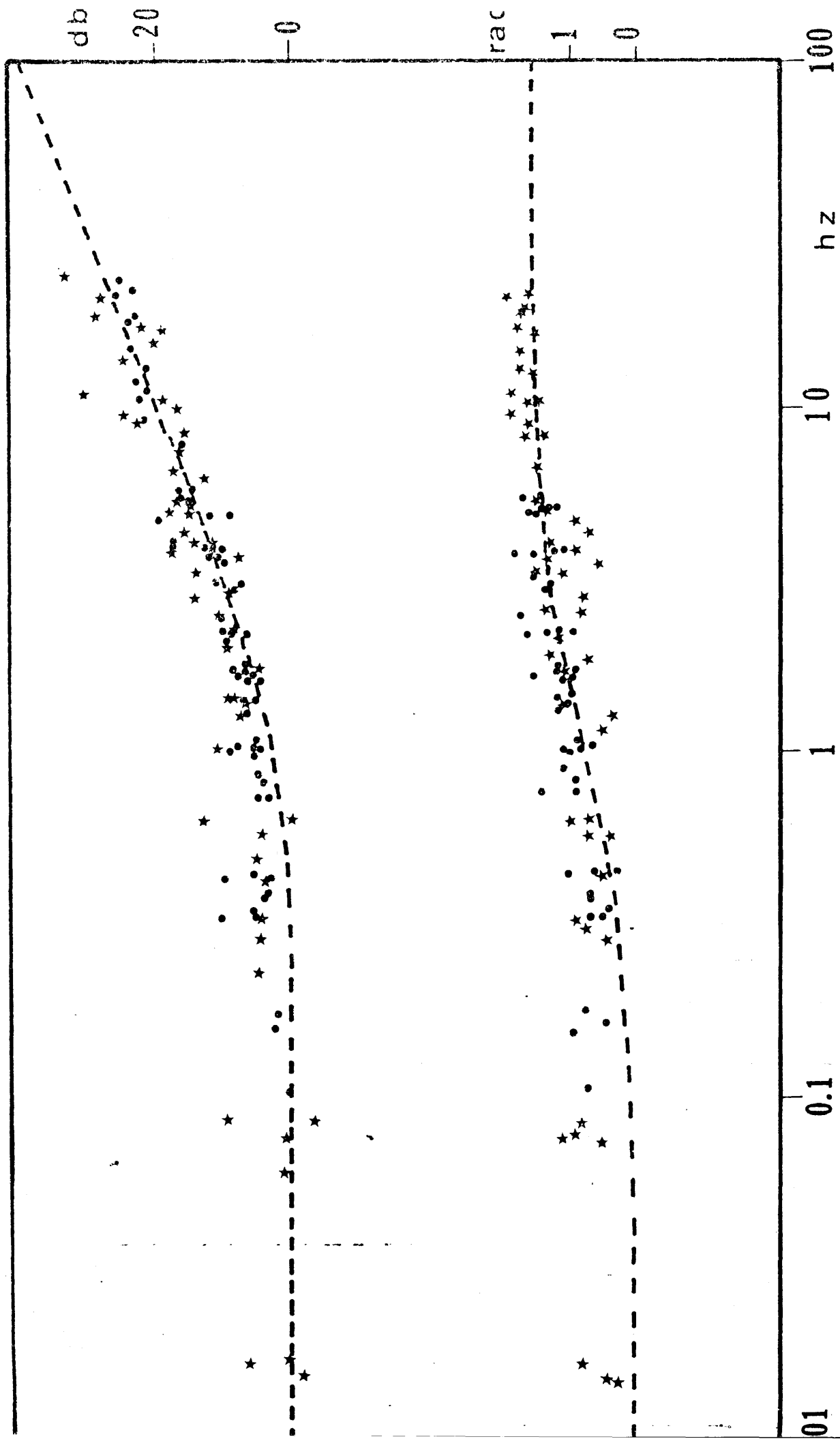


FIGURA 5.33.

$$\omega_c = 1 / \tau_c$$

el valor de  $\omega_c$  corresponde a la frecuencia de estimulación para la que intersectan la línea de cero decibelios con la asíntota de pendiente 20 decibelios década. Cuando  $\omega_c$  se expresa en radianes por segundo se obtiene en segundos. En nuestro caso un valor aceptable para la frecuencia de corte será de 1 Hz. y se tendría así:

$$\tau_c = 1 / 2 \pi \omega_c = 0,16 \text{ seg.}$$

la función de transferencia propuesta ya en el dominio de  $p$  sería

$$G(p) = 1 + 0,16 p$$

En la figura 5.33 se ha representado en línea discontinua esta función junto con los resultados experimentales normalizados ya presentados en la figura 5.30 utilizando los mismos símbolos y significación para los ejes de co ordenadas. Es importante destacar que mientras el ajuste para la curva de ganancia se mantiene bastante aceptable, el correspondiente al ángulo de fase y sobre todo a bajas frecuencias se separa de forma notable del teórico. En efecto un sistema con una función de transferencia como la propuesta se denomina de fase mínima y el valor del ángulo de fase para bajas frecuencias ha de ser cero. Sin embargo nosotros encontramos de forma constante un desfase a bajas frecuencias que oscila entre 0,3 y 0,8 radianes y que en par te se mantiene para las altas frecuencias indicando la existencia de algún componente de fase no mínima en el sistema.



El hecho de que los valores normalizados coincidan implica que lo único que los diferencia, en la representación gráfica es la adición de un determinado valor constante a la ganancia, valor que como hemos visto depende de la amplitud del estímulo. Puesto que se trata de adición logarítmica en la función de transferencia vendrá expresado como una constante multiplicando en la forma:

$$G(p) = K ( 1 + \tau p )$$

y el valor de K se obtendrá del valor de ganancia a bajas frecuencias en la forma:

$$A = 20 \log_{10} K$$

de donde:

$$K = \text{antilog. } A/20$$

por lo tanto bastará conocer el valor de A para una entrada de una determinada amplitud para conocer el valor de la constante K.

En la figura 5.24 se mostró como para amplitudes comprendidas entre 0,200 y 0,800 mm. y para actividad global la relación entre la amplitud de la entrada y la ganancia viene aceptablemente expresada por la recta de ecuación:

$$A = 60,3 - 16,3 x$$

siendo x la amplitud de la entrada en milímetros. Esta relación se mantiene válida para amplitudes algo superiores que incluyen hasta el valor de 1,300 mm. aunque para valores inferiores a 200 micras

los resultados obtenidos se apartan rápidamente de los esperados por lo que la relación expresada solo se puede considerar válida en el intervalo (200, 1500 micras). En estas condiciones la función de transferencia propuesta quedaría de la forma:

$$G(p) = (1 + 0,16 p) \cdot 10^{(3,015 - 0,815 x)}$$

quedando expresada la no linealidad por el término dependiente de la amplitud del estímulo, que define la ganancia a baja frecuencia.

La ecuación diferencial que corresponde a un sistema con una función de transferencia de este tipo se deduce fácilmente de la transformada inversa de dicha función siendo:

$$s(t) = k_1 e(t) + k_2 \frac{d e(t)}{dt}$$

donde:  $s(t)$  es la función de salida

$e(t)$  es la función de entrada  
(3,015 - 0,815 x)

$k_1$  es 10

$k_2$  es 0,16 · 10<sup>(3,015 - 0,815 x)</sup>

x es la amplitud de la entrada.

Como comprobación del grado de ajuste que se consigue con esta función se han representado en

la figura 5.34 los resultados obtenidos experimentalmente para tres amplitudes de estímulo distintas de 0,150, 0,800 y 1,500 mm. en puntos, estrellas y asteriscos respectivamente los resultados y los valores predichos para cada uno de ellos con la función de transferencia indicada y que se disponen en línea discontinua. Se puede observar que el grado de ajuste es bastante bueno para las dos amplitudes mayores pero que en cambio se diferencian de forma muy notable los resultados experimentales y teóricos para la amplitud de entrada menor. Como ya se ha señalado el resultado era predecible puesto que para una amplitud de 0,150 mm la recta de regresión entre amplitud y ganancia no se cumple y por lo tanto no es aplicable la función de transferencia que se ha propuesto. De hecho para valores de amplitud inferiores a los 0,200 mm. la ganancia se incrementa de forma casi exponencial llegando a valores del orden de los 80 decibelios para amplitudes de 0,070 mm, cuando la referida recta de regresión predice que el valor máximo de ganancia deberá ser inferior a los 60 decibelios.

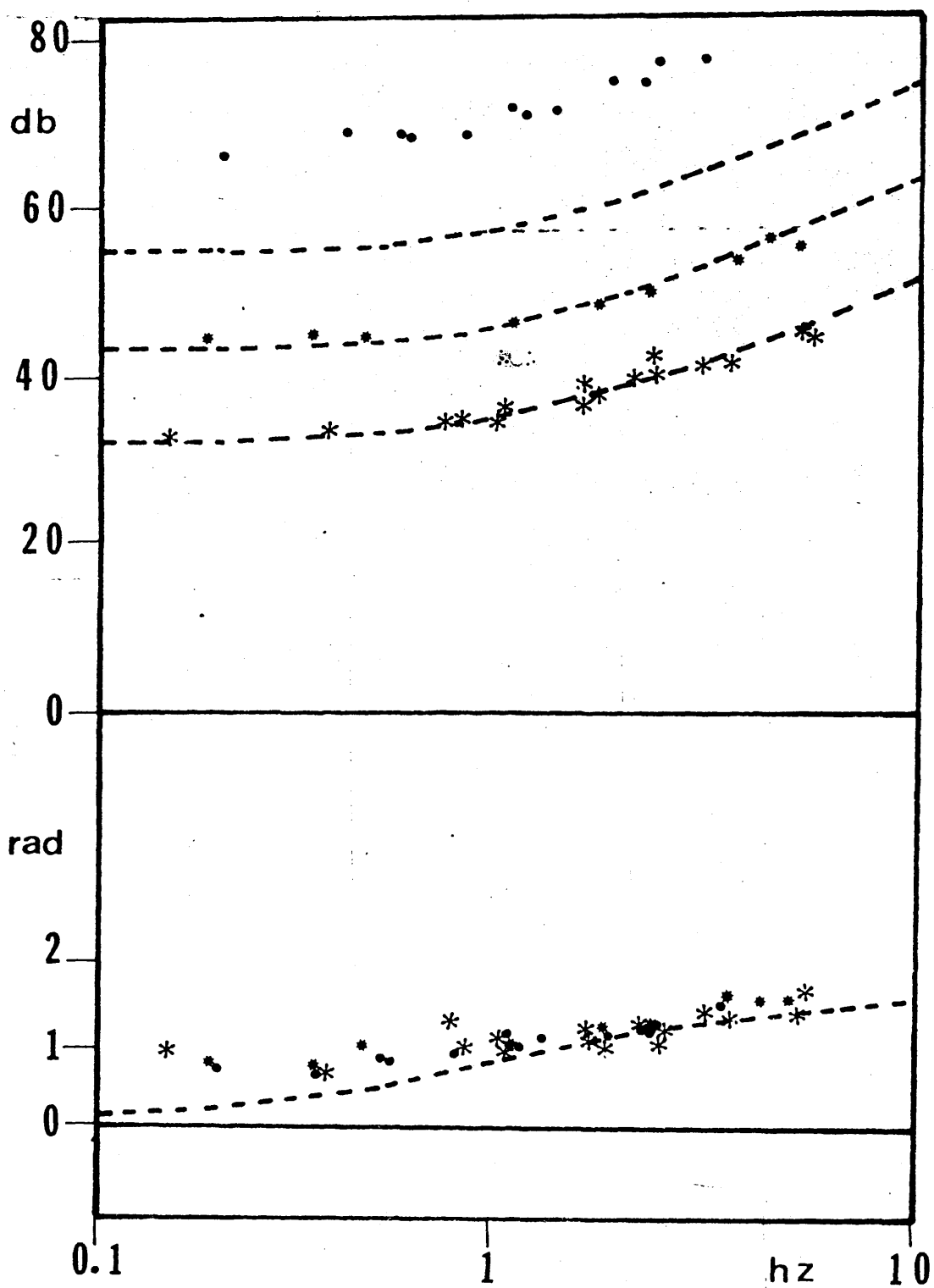


FIGURA 5.34.- REPRESENTACION DE LOS VALORES EXPERIMENTALES Y DE LOS PREDICHOS DE ACUERDO CON LA FUNCION DE TRANSFERENCIA PROPUESTA PARA TRES AMPLITUDES DISTINTAS DE ESTIRAMIENTO.

SECCION . SEXTA

DISCUSION

El primer punto que interesa discutir en nuestro trabajo se refiere a la validez de los resultados obtenidos mediante una técnica de estudio, preparación "in vitro" que supone una notable alteración de las condiciones reales del organismo y a lo que se debe sumar el trauma que supone para la fibra nerviosa el proceso de disección hasta obtener un registro unitario. Frente a ello se deben presentar las ventajas y facilidad que este tipo de preparación concede en cuanto a maniobras experimentales y control que sobre las condiciones ambientales se puede realizar. Ya se ha señalado que nuestro diseño experimental es semejante al de otros autores y en particular al de POPPEL y BOWMAN (1970) que utilizan una preparación "in vitro" precisamente del mismo músculo aunque utilizando fragmentos de este de 2 a 3 cm de longitud en lugar de los 9-10 cm que utilizamos nosotros. En los casos en que las técnicas de análisis han coincidido nuestros resultados son prácticamente idénticos a los que obtienen in vitro y en el animal íntegro los citados autores y también a los obtenidos "in vivo" por otros (MATTHEWS y STEIN, 1969; ROSHENTAL, MCKEAN, ROBERTS y TERZUOLO, 1970, etc.). En lo que respecta al mantenimiento de la preparación y a la constancia de los resultados a lo largo del experimento nos remitimos a la figura 5.13 (A y C) en que se presentan los resultados para maniobras experimentales idénticas al comienzo y final del experimento. Como comprobación adicional del estado de la preparación se estudiaba a lo largo del experimento de forma sistemática la descarga del receptor en ausencia de estimulación no reanudándose

las maniobras experimentales hasta la recuperación total de la serie de estimulación previa. Igualmente y para evitar respuestas transitorias a la estimulación sinusoidal se descartaban sistemáticamente los resultados correspondientes a los primeros ciclos de estimulación.

El segundo punto se refiere a la identificación del tipo de fibra bajo registro. La distancia de nervio útil tras la disección permitiría obtener datos acerca de la velocidad de conducción aunque con un margen de error relativamente grande, pero es que la longitud de nervio en la que se dispone de una sola fibra funcionando rara vez sobrepasa los 5 mm. por lo que el error en los cálculos invalidaría los resultados. Es por esto por lo que hemos renunciado a identificar las fibras por el procedimiento de elección y se ha recurrido a los métodos citados en la sección de resultados que, aunque indirectos, suponen la única aproximación posible al problema. Sin embargo la falta de precisión a este respecto no supone una omisión importante, por cuanto, aunque la respuesta de las terminaciones primarias y secundarias a la estimulación en rampa y en escalón son distintas, no ocurre así respecto a la forma de estímulo que nos ha interesado, el estiramiento sinusoidal. Esta identidad de respuesta, salvo un factor proporcional había sido ya señalada por MATTHEWS y STEIN y por POPPEL y BOWMAN en los trabajos antes citados y es confirmada también por nosotros en las ocasiones en que se ha podido diferenciar de forma

clara el tipo de fibra en estudio, comprobando que la función de transferencia es, cualitativamente, la misma para todas las fibras estudiadas. En lo que se refiere al distinto comportamiento ante las variaciones de temperatura de la función de transferencia de las terminaciones primarias respecto de las secundarias a que se refieren tan sólo POPPELE y BOWMAN, nosotros no hemos podido confirmarla, no obteniendo ninguna variación en la respuesta en los experimentos en que se ha modificado la temperatura por lo que no se han expuesto entre los resultados.

El tercer punto importante y todavía previo a la discusión de los resultados del análisis en frecuencia se refiere al proceso de codificación de la información en el tronco nervioso. En el capítulo II de resultados se exponen los hallazgos relativos a la forma de variación de la descarga de impulsos que sigue a la modificación de la longitud muscular y se plantea allí la posibilidad de que el proceso de codificación se realice a través de la frecuencia media de descarga o bien a través del valor de cada intervalo. El caso más habitual encontrado se refiere a la primera forma de codificación que es precisamente la aceptada de forma general en la literatura aunque en algunos casos es la segunda la que se obtiene. El punto de interés para decidir por uno u otro sistema sería la determinación del tiempo de decodificación por parte de la siguiente estación de relevo de información, sin embargo se desconoce cual sea el valor de este tiempo. Hemos intentado una aproximación al problema desde el punto de vista estadístico por



el procedimiento de tomar la descarga de potenciales de acción y determinar el número de intervalos que deben ser "leídos" y el tiempo de "lectura" necesario para obtener como valor de la frecuencia media de descarga el obtenido para la lectura de la serie completa, realizando la comparación por medio de un test de igualdad de medias para las distribuciones obtenidas. De esta forma se compara la distribución completa con la que se iba formando añadiendo sucesivamente un intervalo mas a la anteriormente testada. Si en estas condiciones los límites de confianza se sitúan al nivel del 1% los tiempos de decodificación resultantes eran, sistemáticamente, muy altos (del orden de los segundos) independientemente de que se tratase de una serie de potenciales en la que la amplitud del intervalo fuera similar como en el caso de codificación en frecuencia, o de intervalos con dos o tres amplitudes básicas como en el caso de la supuesta codificación en intervalos. Aunque es probable que el test utilizado no sea el único posible, e incluso, que no sea el adecuado, lo cierto es que no hemos podido establecer categóricamente que los dos tipos de descarga encontrada no puedan ser decodificados bajo el mismo principio básico y que realmente, la decodificación en frecuencia sea el único procedimiento utilizado de los dos. En conclusión, hemos supuesto que es mediante la frecuencia media de descarga la que lleva la información codificada por el receptor y hemos utilizado el procedimiento de uso general por otros autores por lo que la expresión de resultados en la respuesta del receptor se ha realizado como variación de la frecuencia media de descarga estudiada a partir de la función de densidad de probabilidad de aparición de impulsos

a lo largo del ciclo de estimulación.

Otro punto de interés reside en lo que hemos llamado "actividad global" esto es, de la descarga total registrada en el nervio íntegro. Ya se ha señalado que el objeto por el que se tomó en cuenta, fué el intento de linealizar la respuesta del receptor basado en el aumento del margen de trabajo ante el estiramiento progresivo del músculo. Naturalmente es un método de evaluación grosero, pero del que se podía esperar "a priori" que diese algún resultado interesante. Aunque el objetivo inicial no lo cumple y la respuesta sigue teniendo características de no linealidad es importante el hecho de que esta es muy semejante a la que se obtiene de fibras aisladas, confirmando de nuevo la identidad en la respuesta de los dos tipos de terminaciones sensoriales aceptando naturalmente, que la actividad global no suponga una muestra muy sesgada en favor de uno u otro tipo de fibra. El resultado es interesante por cuanto el registro de actividad global supone una facilidad técnica en su obtención mucho mayor que el de la fibra aislada y porque además, da resultados más constantes en lo que se refiere a las características cuantitativas de la respuesta en frecuencia. Sin embargo se debe destacar que la ganancia que se obtiene no es tan grande como la esperable si se tratase de un fenómeno acumulativo y por lo tanto ha de existir un cierto grado de solapamiento o saturación que hace que la respuesta global no sea exactamente la suma de las individuales en lo que se refiere a valor absoluto.

En lo que se refiere a los resultados del análisis en frecuencia propiamente dicho comenzaremos por la respuesta ante el estiramiento sinusoidal. En las gráficas de la figura 5.15 se presenta para dar una idea del grado de ajuste que obtenemos con el procedimiento de la aproximación al primer armónico, la distribución espectral de amplitudes de los diez primeros armónicos de la serie de Fourier que representa a la función periódica que se obtiene de la digitalización de los datos experimentales. No ha sido este el único test de bondad del ajuste que se ha utilizado puesto que simultáneamente con los otros datos se obtenía el valor de la distorsión armónica como parámetro complementario, junto con los valores de dispersión de la serie, dispersión del primer armónico, y dispersión residual a los que se añadían el error típico de estima y puesto que el método de ajuste coincide con el de mínimos cuadrados (véase métodos de análisis) el valor del coeficiente de correlación. Con estos datos es posible marcar límites de confianza en cuanto a la bondad del ajuste y rechazar los datos en que el primer armónico no representa una buena aproximación de la serie.

Cuando se estudia la respuesta frente al estiramiento sinusoidal nos hemos encontrado con un comportamiento doble por parte del receptor como era de esperar en función de los datos de autores anteriores, de un lado se ha visto como este, responde a la amplitud del estímulo y como esta respuesta es proporcional dentro de un estrecho margen de amplitud, incluso en el caso de la actividad global ( entre 30 y 300 micras ), este tipo de respuesta es equivalente a la que se denomina respuesta estática

cuando el método de estimulación es el estiramiento en rampa o escalón aunque, evidentemente, el margen de trabajo proporcional es mucho menor. De otro lado y cuando se varia la frecuencia de estimulación con amplitud constante se pone de manifiesto una respuesta a la velocidad por parte del receptor. El resultado a causa de esta respuesta es doble puesto que por una parte se incrementa la amplitud de la descarga con el aumento de la frecuencia de estímulo, pero además varía el desfase entre respuesta y estímulo acercandose a los 90° de forma progresiva y esto simplemente porque el máximo de la velocidad de un estiramiento sinusoidal, al ser esta una función coseno se encuentra precisamente a 90° de adelanto de fase, esto es muy evidente en la figura 5.21 en que se puede comprobar como el desfase entre respuesta y velocidad de estiramiento se va haciendo progresivamente menor hasta que ambas curvas prácticamente coinciden. El resultado de la doble sensibilidad del receptor hace que, aunque para bajas frecuencias de estimulación el incremento en la amplitud de la respuesta se hace a favor de la sensibilidad a la amplitud del estímulo, conforme aumenta la velocidad la respuesta se hace progresivamente más dependiente de esta; naturalmente, existe un momento en que el peso de la respuesta a la amplitud coincide con el peso de la respuesta a la velocidad y que es precisamente el momento en que la frecuencia de estimulación se encuentra en el valor que en la teoría de control se denomina frecuencia de corte, y que ya se señaló como se situaba alrededor de 1 Hz. Estos resultados son perfectamente coherentes con lo que era de esperar a partir de los datos previos de la literatura supuesto que informaban que los husos musculares eran

sensibles tanto a la amplitud del estiramiento como a la velocidad de este (véase introducción), sensibilidad especialmente marcada en el caso de las terminaciones primarias. El problema se sitúa a nivel de la terminaciones secundarias, puesto que los resultados obtenidos para estas con la estimulación en rampas no implicaban una especial sensibilidad a la velocidad, sino, al contrario, era la forma de distinguirlas de las primarias, aunque también se ha señalado que la cuestión no era tan rígida como los primeros datos daban a suponer. Es posible dar una explicación al fenómeno y que en cierto sentido explicaría parte de la discordancia entre la respuesta al estiramiento en rampa y el sinusoidal para estas terminaciones, y que estaría basado en aceptar que el peso de la respuesta a la amplitud sería mucho mayor que el peso de la respuesta a la velocidad, aunque ambos sean menores que para las primarias, sin embargo no se pueden explicar del todo los resultados puesto que el valor de la frecuencia de corte coincide con las primarias. Es posible que la explicación radique simplemente en el excesivo énfasis con que se han descrito las diferencias funcionales entre los dos tipos de fibras explicable si se tiene en cuenta el lógico interés de los autores en encontrar algún tipo de diferencia que, por otra parte, es evidente que existe.

En lo que respecta a una posible sensibilidad a la aceleración, si esta existe el aumento de la frecuencia de estimulación debía dar como resultado un incremento progresivo del ángulo de fase hasta valores de  $180^\circ$  de adelanto de fase al tiempo que un incremento en la pendiente de la curva de ga-

nancia y un nuevo valor de frecuencia de corte. Nosotros no hemos podido encontrar este tipo de respuesta que MATTHEWS y STEIN (1969) señalan, en particular, para las terminaciones primarias y para frecuencias de estimulación por encima de los 30 Hz. Es posible que la causa de nuestro fracaso sea, simplemente, que nuestro rango de frecuencia es inferior al de estos autores, aunque, de todas formas, y si se acepta que el valor de la frecuencia de corte se situaría a unos 10 Hz el fenómeno debería detectarse en forma de desfases del orden de  $\pm 135^\circ$  para el valor de 10 Hz de frecuencia de estimulación. Además los propios MATTHEWS y STEIN indican que la forma de la respuesta y su método de medida de fases hacen poco exactas sus determinaciones para estos valores de frecuencias de estimulación. En cualquier caso la discusión sólo es posible cerrarla utilizando frecuencias de estímulo por encima de los 100 Hz y muy lejanas de las condiciones normales del organismo.

En el capítulo cuarto de la sección de resultados se presenta evidencia en el sentido de una disminución de la ganancia con la amplitud del estímulo y por lo tanto de la falta de linealidad de la respuesta en el sentido de la teoría de control. Es importante recalcar que el hecho de que la respuesta del sistema sea no lineal no presupone un juicio acerca del receptor como sistema óptimo de detección y codificación de la información sobre las variaciones del medio y que el interés porque sea lineal surge, sencillamente, de la facilidad de análisis de este tipo de sistemas y no de que en estas condiciones sean capaces de realizar mejor la función a la que sirven. Es posible, especular desde un punto

de vista teleológico con las ventajas que la falta de linealidad supone en la mejora de la función del receptor y en nuestro caso la disminución de ganancia con el aumento de la amplitud de la entrada podría encontrar un sentido en aumentar el rango de funcionamiento con lo que se podrían codificar respuestas a estímulos que, en otras condiciones, serían imposibles por suponer un sobrepaso en la capacidad de transmitir información del nervio al superarse la frecuencia máxima de descarga compatible con el periodo refractario de la fibra nerviosa. De hecho es posible que las no linealidades a nivel del receptor sean compensadas de alguna forma por el elemento siguiente en el arco reflejo, puesto que este, en conjunto, es lineal para amplitudes de estimulación mucho mayores.

Relacionado con el problema de la linealidad, se encuentra el de la respuesta en frecuencia del músculo como sistema elástico en el que una modificación de la longitud genera una determinada fuerza opuesta a la dirección del desplazamiento y proporcional a la amplitud de este. Los resultados ofrecidos en la gráfica de la figura 5.25 prueban que el comportamiento de este es idéntico al de un simple resorte con lo que se invalida la hipótesis presentada entre los objetivos de este trabajo y que suponía una posible explicación a la no linealidad del receptor basada en una transformación no lineal del estiramiento en tensión. Aunque, al menos en el músculo tenuissimus íntegro, la hipótesis resulta excluida los datos experimentales no invalidan una segunda

posibilidad que sería que la no linealidad se situase a nivel de la relación tensión deformación del terminal nervioso. Pero cualquier afirmación en este sentido no sería más que especular sobre un tema para el que la falta de datos experimentales no nos autoriza.

Puesto que los resultados experimentales eliminan las dos hipótesis previas sobre las que justificar un análisis lineal, es evidente que el único camino, si se desea estudiar el comportamiento del receptor en un margen de trabajo más fisiológico que el utilizado en análisis anteriores será recurrir a un análisis de sistemas no lineales. El procedimiento empleado nos obliga a perder la generalidad que una función de transferencia única y válida para todo el rango de estimulación nos proporciona a la hora de utilizarla como sustituto adecuado del órgano receptor, en el momento de intentar la integración al funcionamiento del sistema reflejo, pero en cambio permite predecir los resultados que se obten-drán para variaciones de la longitud del músculo muy por encima de las escasas 100 micras para las que es válido el análisis lineal, acercándonos al margen dentro del cual se modifica la longitud del músculo en el organismo.

En la sección correspondiente de métodos de análisis se ha señalado como mediante este método se obtendrá no una curva sino una familia de curvas cada una de las cuales corresponderá a una determinada amplitud del estímulo. El significado de esta familia de curvas es muy similar al correspondiente



a los resultados del análisis lineal y en efecto, basta considerar que el sistema se comporta como lineal cuando se restringe suficientemente la amplitud de entrada alrededor del valor correspondiente a la curva en cuestión y que cada una de ellas correspondería a los resultados de un sistema lineal en ese rango, estando formado el sistema real por una serie de elementos en cascada de forma que cada uno de ellos se pondría en marcha dependiendo de la amplitud de la entrada.

En principio cada una de estas curvas podría tener cualquier forma y sería necesario recurrir a cada una de las funciones de transferencia que las explican en el momento de interpretar el funcionamiento del sistema. Sin embargo los resultados experimentales encontrados permiten simplificar el problema y puesto que el resultado de variar la amplitud de la entrada es modificar, no la forma, sino simplemente desplazar a la curva en toda su longitud de forma paralela al eje de cero decibelios, desplazamiento que se resume simplemente en añadir un mismo valor a todos los puntos y por lo tanto, puesto que se trata de una representación logarítmica, a multiplicar la función de transferencia por una constante, es posible definir que el efecto de la variación de la amplitud de la entrada es tan sólo cambiar el valor absoluto de la ganancia sin afectar el tipo de proceso subyacente al mecanismo de transducción. En estas condiciones ha sido posible introducir una función de transferencia única al definir un término dependiente de la amplitud de la entrada y que explica los resultados obtenidos en un margen

bastante amplio.

El tipo de aproximación utilizada deja sin respuesta algunas no linealidades puesto que se acepta como representación de la salida el primer armónico y por lo tanto no entran en consideración fenómenos del tipo de asimetría de la respuesta, silenciamiento de la descarga al invertirse la dirección del movimiento etc., pero, en cambio, explica uno de los efectos no lineales más aparentes como es el cambio de sensibilidad con la amplitud de la entrada.

La función de transferencia que hemos propuesto es válida entre límites de amplitud desde las 200 a las 1.500 micras, la razón de la falta de coincidencia entre los valores teóricos y los experimentales para amplitudes inferiores ha sido ya explicada en base simplemente a que la relación entre amplitud de entrada y ganancia no es una recta como se ha supuesto sino una curva como se muestra en la figura 5.24. Evidentemente habría sido posible mejorar la correspondencia de resultados ajustando el valor de la ganancia para el total de la curva y no limitarse a aproximar una recta, pero es que el sistema de estimulación que hemos utilizado dificultaba el empleo de funciones sinusoidales de muy baja amplitud puesto que en estas ocasiones resultaba muy distorsionada la sinusoide de entrada, por esta causa los experimentos realizados a tan bajas amplitudes fueron rechazados y no se dispone de datos suficientes como para garantizar que los resultados obteni

dos con entradas de amplitud menor de 200 micras sean lo suficientemente significativos como para entrar en el ajuste de la ecuación de la curva de relación entre amplitud y ganancia.

El objetivo fundamental de este trabajo se planteó como la obtención de una ecuación, lo más sencilla, pero también lo más completa posible, que explicase la relación entre la entrada al receptor en forma de variación de su longitud y la salida vista como variación de la frecuencia de descarga, y esto, dentro de márgenes de entrada que se puedan considerar como fisiológicos. Creemos que, por lo menos en parte, el objetivo ha sido cumplido puesto que disponemos de una función de transferencia a partir de la cual obtener la función de salida una vez definida la forma de la función de entrada. Para ello basta aplicar la ecuación diferencial del sistema que ha sido propuesta:

$$s(t) = k_1 e(t) + k_2 \frac{d e(t)}{dt}$$

obteniendo la función de entrada  $e(t)$  a partir de la serie de Fourier en que resulte descompuesta la variación de longitud que se emple como estímulo. Los valores de  $k_1$  y  $k_2$  vendrán determinados por la amplitud de cada uno de los términos de la serie siempre dentro del margen para el que es válida la función. La salida así obtenida vendrá expresada en forma de una serie de términos en seno y coseno cuya suma algebraica deberá corresponder a la variación de frecuencia de descarga del receptor.

Es evidente que no pretendemos haber agotado el problema y es posible desde este momento proponer, al menos, tres líneas básicas como continuación del trabajo con objeto de completar la aproximación al objetivo final. En primer lugar y con los mismos presupuestos de este trabajo se deberá estudiar el resultado cuando se aplican estímulos ampliando el rango de la entrada por debajo y por encima de las 200 y 1.500 micras respectivamente y a partir de ellos definir de forma completa la función del elemento responsable de la modificación de la sensibilidad.

En segundo lugar y para evitar el problema de la codificación de la respuesta en una descarga de impulsos estará indicado estudiar la función de transferencia del receptor considerando como salida el potencial generador registrado en el huso muscular aislado, estudio que, una vez resuelta la principal dificultad técnica, esto es el registro intracelular del potencial generador, presentará una mayor facilidad de análisis puesto que se trata de comparar funciones analógicas para lo cual existe instrumentación automática.

En tercer lugar y una vez de finida la función de transferencia en condiciones basales será posible analizar con el mismo método los resultados y modificaciones que sobre el funcionamiento interno del receptor supone la estimulación gamma y para explicar las cuales existen en este momento solamente especulaciones teóricas basadas en datos experimentales indirectos.

## SECCION SEPTIMA

## CONCLUSIONES

De los resultados presentados creemos poder deducir las conclusiones siguientes:

1.- Se ha estudiado en "vitro" mediante registro de la actividad unitaria y actividad global procedente de los husos musculares del músculo tenuissimus del gato, la respuesta sensorial ante estiramientos de forma sinusoidal, con objeto de establecer las características de la función de transferencia de dichos receptores para márgenes de variación de la longitud muscular relativamente amplios.

2.- En condiciones de registro unitario y en respuesta al estiramiento en rampas, se encuentra una relación proporcional entre la frecuencia de descarga en la fase estática y el estiramiento, solamente, en un margen menor del 10 % de la longitud muscular. La sensibilidad estática o "posicional" en estas condiciones es de 6,6 impulsos por segundo por milímetro de estiramiento. En condiciones de registro global, y mediante el reclutamiento de unidades sensoriales el margen de respuesta proporcional se amplía a un 45 % de la longitud muscular y el valor de la sensibilidad estática a 9,4 impulsos por segundo por milímetro de estiramiento.

3.- La descarga obtenida al estirar el músculo presenta dos posibles formas de codificación de la relación longitud-frecuencia de descarga; una, la más habitual, a base de un incremento de la frecuencia logrado mediante la disminu-

ción homogénea de la duración del intervalo entre impulsos, otra, que se encuentra sólo en ocasiones, basada en la existencia de un intervalo mínimo y en que el aumento de frecuencia se realiza a favor de un aumento en la proporción de intervalos de este tipo, a expensas del número de intervalos de mayor duración, que a su vez, son múltiplos enteros del primero, aproximadamente.

4.- La respuesta ante el estiramiento sinusoidal es periódica, tanto si se registra actividad unitaria como global y se puede representar con buena aproximación por una función seno. El incremento en la amplitud del estiramiento sinusoidal provoca un incremento en la amplitud de la frecuencia de descarga que sólo se puede considerar proporcional en un estrecho rango entre las 30 y 300 micras de amplitud de estímulo. Por su parte el incremento en la frecuencia del estiramiento provoca además de un aumento en la amplitud de la frecuencia de descarga sensorial un incremento del ángulo de fase entre estímulo y respuesta en forma de adelanto de fase que se acerca a los 90° conforme aumenta la frecuencia del estímulo. La sensibilidad expresada en impulsos por segundo por milímetro de estiramiento disminuye con el aumento de amplitud de este y la ganancia expresada de la forma 20 veces el logaritmo de la sensibilidad también disminuye con la amplitud del estímulo, de forma aproximadamente lineal según una recta de ecuación:

$$y = 60,3 - 16,3 x$$

donde y es la ganancia en decibelios y x la amplitud del estiramiento en milímetros en el intervalo 0,2 a 1,5 mm.

5.-La respuesta en frecuencia para el músculo, considerando como entrada la variación de longitud y como salida la tensión pasiva generada por esta, es plana en lo que se refiere a ganancia y fase siendo el valor de esta última de cero grados para todo el margen de frecuencias utilizado y el de la primera de  $-18,71 \pm 2,57$  decibelios.

6.- La respuesta en frecuencia para el receptor, considerando como entrada el estiramiento y como salida la frecuencia de descarga está formada por una serie de curvas paralelas separadas por una distancia que depende de la amplitud del estímulo y que viene dada en decibelios por la ecuación anteriormente indicada. Cuando se normalizan los resultados se comprueba que la forma de la curva es independiente de la amplitud de la entrada y del tipo de registro, global o unitario, que se considere. Esta curva se caracteriza por ser paralela al eje de cero decibelios para las frecuencias inferiores a 1 Hz y por tener una pendiente de seis decibelios por octava a partir de dicha frecuencia. El ángulo de fase se caracteriza por aumentar con la frecuencia desde un valor a bajas frecuencias que oscila entre 0,3 y 0,8 radianes hasta estabilizarse para altas frecuencias a nivel de 1,6 radianes.

7.- Cuando se considera la respuesta en frecuencia utilizando como entrada la tensión pasiva y como salida la frecuencia de descarga los resultados obtenidos son similares a los señalados en el párrafo anterior excepto un factor de proporcionalidad que corresponde a la relación estiramiento tensión en el músculo.



Considerando todo lo expuesto los resultados de este trabajo se pueden resumir en los siguientes puntos:

A.- La respuesta de los husos musculares ante el estiramiento es no lineal puesto que la ganancia depende de la amplitud de la entrada.

B.- No es posible linearizar el sistema utilizando como salida la descarga global en el nervio pese al incremento en el margen de trabajo estático que esta supone

C.- No es posible explicar el comportamiento no lineal en base a una transformación de este tipo del estiramiento en tensión puesto que dicha transformación es lineal, y viene definida por una función de transferencia de la forma  $G(p) = K$ , con un valor de K de  $1,160 \cdot 10^{-1}$  mg/mm, que corresponde a la ecuación de un resorte con coeficiente de elasticidad de ese valor.

D.- La función de transferencia para el receptor consta de un término dependiente de la amplitud del estiramiento quedando de la forma:

$$G(p) = \frac{(3,015 - 0,815 x)}{(1 + 0,16 p)} \cdot 10^{-1}$$

donde x es la amplitud de la entrada en milímetros y que consideramos válida para un rango de amplitudes de estiramiento de 0,2 a 1,5 milímetros.

SECCION OCTAVA

BIBLIOGRAFIA

ADAL, M.N. 1965

A study of the motor supply to mammalian skeletal muscle. Ph.D. Thesis  
Univ. Durham.

ADAL, M.N. 1969

The fine structure of the sensory region of cat muscle spindles. *J. Ultrastruct. Res.* 26, 332-354

ADAL, M.N.; BARKER, D. 1965 (a)

Intramuscular branching of fusimotor fibres. *J. Physiol.* 177, 288-299

ADAL, M.N.; BARKER, D. 1965 (b)

Motor supply to hind limb muscles of the cat and rabbit. *J. Anat.* 99,  
918-919

ADRIAN, E.D. 1932

The mechanism of nervous action. Electrical studies of the neurone.  
Oxford Univ. Press. London.

ADRIAN, E.D.; ZOTTERMAN, Y. 1926

The impulses produced by sensory nerve endings. *J. Physiol.* 61, 151-171

A.I.E.E. Committee reports 1951

Proposed symbols and terms for feedback control systems. *Elec. Eng.* 70,  
905-909

ALBUQUERQUE, E.; CHUNG, S.H.; OTTOSON, D. 1969

Impulse generation in the isolated muscle spindle under the action  
of tetrodotoxin. *Acta Physiol. Scand.* 75, 301-312

ALNAES, E.; JANSEN, J.K.S.; RUDJORD, T. 1965

Fusimotor activity in the spinal cat. *Acta Physiol. Scand.* 53, 197-212

ANDERSSON, B.F.; LENNERSTRAND, G. 1966

Dynamic analysis of muscle spindles. En First Nobel Symposium. Muscular afferent and motor control. Ed. Granit, R. Almquist Wiksell. Stockholm.

ANDERSSON, B.F.; LENNERSTRAND, G.; THODEN, U. 1968

Response characteristics of muscle spindle endings at constant length to variations in fusimotor activation. *Acta Physiol. Scand.* 74, 301-313

ANDERSSON, B.F.; LENNERSTRAND, G. 1969

Frequency analysis of muscle spindle responses to large variations in muscle length and in fusimotor activation. En Conference on systems analysis approach to neurophysiological problems. Brainerd. Ed. Lab. Neurophysiol. Univ. Minnesota. Mn.

APPELBERG, B.; BESSOU, P.; LAPORTE, Y. 1965

Effects of dynamic and static fusimotor gamma fibres on the responses of primary and secondary endings belonging to the same spindle. *J. Physiol.* 177, 29-30P

APPELBERG, B.; BESSOU, P.; LAPORTE, Y. 1966

Action of static and dynamic fusimotor fibres on secondary endings of cat's spindles. *J. Physiol.* 185, 160-171

ARZUTHNOTT, E.R.; BOYD, I.A.; KALU, K.U. 1971

The somatosensory system. Proc. Sat. Symp. XXV Int. Cong. Phys. Sci. Citado por Barker 1974

BANKER, B.Q.; GIRVIN, J.P. 1971

The ultrastructural features of the mammalian muscle spindle. *J. Neuro*  
*path. Exp. Neurol.* 30, 155-195

BANKS, R.W.; JAMES, N.T. 1972

The fine structure of the guinea pig muscle spindle. *J. Anat.* 110, 161-  
162

BANKS, R.W.; JAMES, N.T. 1973

The blood supply of rabbit muscle spindles. *J. Anat.* 114, 7-12

BÁRÁNY, M. 1967

ATP-ase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening  
*J. Gen. Physiol.* 50, 197-213

BARKER, D. 1948

The innervation of the muscle spindle. *Q.J. Microscop. Sci.* 89, 143-186

BARKER, D. 1966 (a)

Three types of motor endings in cat spindles. *J. Physiol.* 136, 27-28P

BARKER, D. 1966 (b)

The motor innervation of mammalian muscle spindle. En First Nobel Sym  
posium. Muscular afferents and motor control. Ed. Granit, R. Almquist Wik  
sell. Stockholm.

BARKER, D. 1967

The innervation of mammalian skeletal muscle. En Myotatic, kinesthetic

and vestibular mechanisms. Ciba Foundation Symp. Churchill Ltd. London

BARKER, D. 1968

L'innervation motrice du muscle strié des vertébrés. *Actualités Neurophysiol.* 8, 23-71

BARKER, D. 1974

The morphology of muscle receptor. In *Handbook of sensory physiology*. Vol III/2. Muscle receptors. Ed. Hunt, C.C. Springer Verlag. Berlin

BARKER, D.; BESSOU, P.; JANKOWSKA, E.; PAGÉS, B.; STACEY, M. 1972

Distributions des axones fusimoteurs statiques et dynamiques aux fibres musculaires intrafusales chez le chat. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris* 275, 2527-2530

BARKER, D.; COPE, M. 1962

Tandem muscle spindles in the frog. *J. Anat.* 96, 49-57

BARKER, D.; EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y.; PROSKE, U.; STACEY, M. 1971

Identification of the endings and function of cat fusimotor fibres. *J. Physiol.* 216, 51-52P

BARKER, D.; EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y.; PROSKE, U.; STACEY, M. 1973

Morphological identification and intrafusar distribution of the endings of static fusimotor axons in the cat. *J. Physiol.* 220, 405-427

BARKER, D.; GIDUMAL, J.L. 1961

The morphology of intrafusar muscle fibres in the cat. *J. Physiol.* 157, 513-528

BARKER,D.; HUNT,J.P. 1964

Mammalian intrafusal muscle fibres. *Nature* 203, 1193

BARKER,D.; IP,M.C. 1963

A silver method for demonstrating the innervation of mammalian muscle in teased preparation. *J.Physiol.* 169, 73-74P

BARKER,D.; IP,M.C. 1965

The motor innervation of cat and rabbit muscle spindles. *J.Physiol.* 177, 27-28P

BARKER,D.; IP,M.C.; ADAL,M.N. 1962

A correlation between the receptor population of the cat's soleus muscle and the afferent fibre diameter spectrum of the nerve supplying it. *En Symposium in muscle receptors*. Ed. Barker,D. Hong Kong Univ. Press. Hong Kong.

BARKER,D.; STACEY,M.J. 1970

Rabbit intrafusal muscle fibres. *J.Physiol.* 210, 70-72P

BARKER,D.; STACEY,M.J.; ADAL,M.N. 1970

Fusimotor innervation in the cat. *Phil.Trans.Roy.Soc.* B-258, 315-346

BARRES,G.; SANTUCCI,J.; MARCHAND,B. 1973

Étude expérimentale en boucle ouverte de la régulation chimique de la respiration. *Bull.Physio-pathol.Resp.* 9, 1151-1162

BATTEN, F.E. 1937

The muscle-spindle under pathological conditions. *Brain* 20, 138-179

BENTLEY, F.H.; HILL, N. 1936

Nerve grafting. *Br. J. Surg.* 24, 368-387

BERNARD, C. 1365

Introduction à l' étude de la médecine expérimentale. Paris. Reeditado por Centauro. Madrid. 1947. Col. Clásicos de la medicina.

BERNHARD, C.G.; GRANIT, R.; SKOGLUND, C.R. 1942

The breakdown of accommodation. Nerve as model sense-organ. *J. Neurophysiol.* 5, 55-66

BESSOU, P.; EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y. 1963

Occurrence of intrafusal muscle fibres innervation by branches of slow alpha motor fibres in the cat. *Nature* 198, 594-595

BESSOU, P.; EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y. 1965

Motor fibres innervating extrafusal and intrafusal muscle fibres in the cat. *J. Physiol.* 180, 649-672

BESSOU, P.; LAPORTE, Y. 1962

Responses from primary and secondary endings of the same neuromuscular spindle of the tenuissimus muscle of the cat. En Symposium on muscle receptors. Ed. Barker, D. Hong Kong Univ. Press. Hong Kong.



BESSOU, P.; LAPORTE, Y. 1965

Potentiels fusoriaux provoqués par la stimulation de fibres fusimotrices chez le chat. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* 260, 4827-4830

BESSOU, P.; LAPORTE, Y. 1966

Observations on static fusimotor fibres. In *First Nobel Symposium*. Ed. Granit, R. Almquist Wiksell. Stockholm.

BESSOU, P.; LAPORTE, Y.; PAGES, B. 1966

Similitude des effets (statiques ou dynamiques) exercés par des fibres fusimotrices uniques sur les terminaisons primaires de plusieurs fuseaux chez le chat. *J. Physiol (Paris)* 58, 31-39

BESSOU, P.; PAGES, B. 1972

Intracellular potentials from intrafusal muscle fibres evoked by stimulation of static fusimotor axons in the cat. *J. Physiol.* 227, 709-727

BESSOU, P.; PERL, E. R. 1966

A movement receptor of the small intestine. *J. Physiol.* 192, 404-426

BIANCONI, R.; MEULEN, J. P. van der 1963

The responses to vibration of the end-organ of mammalian muscle spindle. *J. Neurophysiol.* 26, 177-190

BLACK, H. S. 1934

Stabilized feedback amplifiers. *Bell system tech. J.*

SODE, H.W. 1945

Network analysis and feedback amplifiers design. D. van Nostrand Comp. Inc. Princeton. N.J.

BOEKE, J. 1927

Die morphologische grundlage der sympathischen innervation der quergestreiften muskelfasern. Z. Mikrosk. Anat. Forsch. 8, 561-639

BORSELLINO, A.; POPPELE, R.E.; TERZUOLO, C.A. 1965

Transfer functions of the slowly adapting stretch receptor organ of crustacea. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 30, 581-586

BOYD, I.A. 1956

The tenuissimus muscle of the cat. J. Physiol. 133, 35-36P

BOYD, I.A. 1958

An isolated muscle spindle preparation. J. Physiol. 144, 11-12P

BOYD, I.A. 1960

The diameter and distribution of the nuclear bag and nuclear chain muscle fibres in the muscle spindles of the cat. J. Physiol. 153, 23-24P

BOYD, I.A. 1962 (a)

The nuclear-bag fibre and nuclear-chain fibre systems in the muscle spindles of the cat. En Symposium on muscle receptors. Ed. Barker, D. Hong Kong. Univ. Press. Hong Kong.

BOYD, I.A. 1962 (b)

The structure and innervation of the nuclear bag muscle fibres system and the nuclear chain muscle fibres system in mammalian muscle spindles. Phil. Trans. Roy. Soc. B 245, 81-136

BOYD, I.A. 1966

Signed contributions to the discussion on muscle spindles. En First Nobel Symposium. Muscular afferents and motor control. Ed. Granit, R. Almqvist Wiksell. Stockholm

BOYD, I.A.; DAVEY, M.R. 1962

The groups of origin in the nerves to skeletal muscle of the gamma 1 and gamma 2 fusimotor fibres present close to and within mammalian muscle spindles. En Symposium on muscle receptors. Ed. Barker, D. Hong Kong Univ. Press Hong Kong

BOYD, I.A.; DAVEY, M.R. 1968

Composition of peripheral nerves. Livingstone. Edinburgo.

BOYD, I.A.; ECCLES, J.C. 1963

Fast- and slow-conducting small motor fibres in nerves to mammalian skeletal muscle. J. Physiol. 165, 29-30P

BRAVO-REY, M.C.; YAMASAKI, J.N.; ELDRED, E.; MAIER, A. 1969

Ionizing irradiation on development of muscle spindle. Exp. Neurol. 25 595-602

BRIDGMAN, C.F.; ELDRED, E. 1964

Hypothesis for a pressure sensitive mechanism in muscle spindles. *Science* 143, 481-482

BROOKE, M.H.; KAISER, K.K. 1970

Three "myosin adenosine triphosphatase" systems: The nature of their pH lability and sulfhydryl dependence. *J. Histochem. Cytochem.* 18, 670-672

BROWN, M.C.; CROWE, A.; MATTHEWS, P.B.C. 1965

Observations on the fusimotor fibres of the tibialis posterior muscle of the cat. *J. Physiol.* 177, 140-159

BROWN, M.C.; ENGBERG, I.; MATTHEWS, P.B.C. 1967

Fusimotor stimulation and the dynamic sensitivity of the secondary ending of the muscle spindle. *J. Physiol.* 189, 545-550

BROWN, M.C.; ENGBERG, I.; MATTHEWS, P.B.C. 1968

The relative sensitivity to vibration of muscle receptors of the cat. *J. Physiol.* 192, 773-800

BROWN, M.C.; GOODWIN, G.M.; MATTHEWS, P.B.C. 1969

After-effects of fusimotor stimulation on the response of muscle spindle primary afferent endings. *J. Physiol.* 205, 677-694

BROWN, M.C.; LAWRENCE, D.G.; MATTHEWS, P.B.C. 1969

Static fusimotor fibres and the position sensitivity of muscle spindle receptors. *Brain Res.* 14, 173-187

BROWN, M.C.; STEIN, R.B. 1966

Quantitative studies on the slowly adapting stretch receptor of the crayfish. *Kybernetik* 3, 175-185

BROWN, M.J.; BUTLER, R.G. 1973

Depletion of intrafusal muscle fibre glycogen by stimulation of fusimotor fibres. *J. Physiol.* 229, 25-26P

BRZEZINSKI, D.K. von 1961

Untersuchungen zur histochemie der muskelspindeln. *Acta Histochem.* 12 277-288

BURGESS, P.R.; PETIT, D.; WARREN, R.M. 1968

Receptor types in cat hairy skin supplied by myelinated fibres. *J. Neurophysiol.* 31, 833-848

CANNON, W.B. 1930

Organization for physiological homeostasis. *Physiol. Rev.* 9, 399

CARFORT, F. de; FOULARD, C. 1971

Asservissements linéaires continus. Dunod. Paris

CARLI, G.; DIETTE-SPIFF, K.; POMPEIANO, O. 1967

Mechanisms of muscle spindle excitation. *Arch. Ital. Biol.* 103, 273-289

CAZZATO, G.; WALTON, J.N. 1968

The pathology of the muscle spindle. *J. Neurol. Sci.* 7, 15-70

CERVERÓ, F. 1973

Sobre la presencia de ramificaciones de las fibras aferentes primarias en el interior de las raíces dorsales. XIV Reunion Nal. Soc. Esp. Cienc. Fisiol. Sevilla.

CERVERÓ, F. 1975

Contribuciones al estudio funcional de los ganglios raquideos. Tesis Doct. Univ. Complut. Madrid.

CHAPMAN, K. M.; SMITH, R. S. 1963

A linear transfer function underlying impulse frequency modulation in a cockroach mechanoreceptor. *Nature* 197, 699-700

CLELAND, B.; ENROTH-CUGEL, C. 1966

Cat ganglion cell responses to changing light intensities: sinusoidal modulation in the time domain. *Acta Physiol. Scand.* 68, 355-381

COERS, C. 1962

Histochemical identification of motor nerve endings in muscle spindles. En Symposium on muscle receptors. Ed. Barker, D. Hong Kong Univ. Press Hong Kong

COERS, C.; DURAND, J. 1956

Données morphologiques nouvelles sur l'innervation des fuseaux neuro musculaires. *Archs. Biol. Liège* 57, 685-715

COLE, K. S.; CURTIS, H. J. 1939

Electric impedance of the squid giant axon during activity. *J. Gen. Physiol.* 22, 699

COOPER, S. 1959

The secondary endings of muscle spindles. *J. Physiol.* 149, 27-28P

COOPER, S. 1960

Muscle spindles and other muscle receptors. En *Structure and function of muscle*. Ed. Bourne, G. H. Academic Press. London.

COOPER, S. 1961

The responses of the primary and secondary endings of muscle spindles with intact motor innervation during applied stretch. *J. Exp. Physiol.* 46, 389-398

COOPER, S.; DANIEL, P. M. 1956

Human muscle spindles. *J. Physiol.* 133, 1-3P

COOPER, S.; DANIEL, P. M. 1963

Muscle spindles in man, their morphology in the lumbricalis and the deep muscles of the neck. *Brain* 86, 563-586

COOPER, S.; DANIEL, P. M. 1967

Elastic tissue in muscle spindles of man and the rat. *J. Physiol.* 192, 10-11P

COPPIN, C. M. L.; JACK, J. J. B. 1972

Internodal length and conduction velocity of cat muscle afferent nerve fibres. *J. Physiol.* 222, 91P

CORVAJA, N.; MARINOZZI, V.; POMPEIANO, O. 1967

Close appositions and tight junctions of plasma membranes of intrafusal fibres in mammalian muscle spindles. *Pflügers Arch. Ges. Physiol.* 296, 337-345

CORVAJA, N.; MARINOZZI, V.; POMPEIANO, O. 1969

Muscle spindles in the lumbrical muscle of the adult cat. Electron microscopic observations and functional considerations. *Archs. Ital. Biol.* 107, 365-543

CORVAJA, N.; POMPEIANO, O. 1970

The differentiation of two types of intrafusal fibres in rabbit muscle spindles. *Pflügers Arch. Ges. Physiol.* 317, 187-197

CROWE, A.; MATTHEWS, P. B. C. 1964 (a)

The effects of stimulation of static and dynamic fusimotor fibres on the response to stretching of the primary endings of muscle spindles. *J. Physiol.* 174, 109-131

CROWE, A.; MATTHEWS, P. B. C. 1964 (b)

Further studies of static and dynamics fusimotor fibres. *J. Physiol.* 174, 132-151

CROWE, A.; RAGAB, A. H. M. 1970

Studies on the fine structure of the capsular region of tortoise muscle spindles. *J. Anat.* 107, 257-269



CUAJUNCO, F. 1927

Embryology of the neuromuscular spindle. *Contrib. Embryol.* 19, 46-71

CUAJUNCO, F. 1932

The plurisegmental innervation of neuromuscular spindles. *J. Comp. Neurol.* 54, 205-235

CUAJUNCO, F. 1940

Development of the neuromuscular spindle in human fetuses. *Contrib. Embryol.* 28, 97-128

DAUBENSPECK, J. A. 1973

Frequency analysis of CO<sub>2</sub> regulation: Afferent influences on tidal volume control. *J. Appl. Physiol.* 35, 662-672

DAVIS, H. 1961

Some principles of sensory receptor action. *Physiol. Rev.* 41, 391-416

D'AZZO, J. J.; HOUPIS, C. H. 1966

Feedback control system analysis and synthesis. McGraw Hill, New York.

DIAMOND, J.; GRAY, J. A. B.; INMAN, D. R. 1958

The relation between receptor potentials and the concentration of sodium ions. *J. Physiol.* 142, 382-394

DIAMOND, J.; GRAY, J. A. B.; SATO, M. 1956

The site of initiation of impulses in pacinian corpuscles. *J. Physiol.* 133, 54-67

DICKSON, L.M. 1940

The development of nerve endings in the respiratory muscles of the  
sheep. *J. Anat.* 74, 268-276

DISTEFANO, J.J.; STUBBERUD, A.R.; WILLIAMS, A.J. 1972

Teoria y problemas de retroalimentacion y teoria de control. McGraw  
Hill. Mexico.

DÜRING, M.; ANDRES, K.H. 1969

Zur feinstruktur der muskelspindeln von mammalia. *Anat. Anz.* 124, 566-573

DURKOVIC, R.G.; PRESTON, J.B. 1974

Evidence of dynamic fusimotor excitation of secondary muscle spindle  
afferents in soleus muscle of the cat. *Brain Res.* 75, 320-323

ECCLES, J.C.; SHERRINGTON, C.S. 1930

Numbers and contraction-values of individual motor-units examined in  
some muscles of the limb. *Proc. Roy. Soc. B* 106, 326-357

ECHLIN, F.; FESSARD, A. 1938

Synchronized impulse discharges from receptors in the deep tissues  
in response to a vibrating stimulus. *J. Physiol.* 93, 312-334

EDWARDS, C. 1955

Changes in the discharge from a muscle spindle produced by electrotou  
nus in the sensory nerve. *J. Physiol.* 127, 636-640

ELDRED, E.; GRANIT, R.; MERTON, P.A. 1953

Supraspinal control of muscle spindles and its significance. *J. Physiology*. 122, 498-523

ELDRED, E.; YELLIN, H.; GADBOIS, L.; SWEENEY, S. 1967

Bibliography on muscle receptors; their morphology, pathology and physiology. *Expl. Neurol. Suppl.* 3, 1-154

EMONET-DÉNAND, F.; JOFFROY, M.; LAPORTE, Y. 1972

Fibres fusimotrices dont l'action sur la sensibilité phasique des terminaisons primaires depend de leur frequence de stimulation. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* 275, 89-92

EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y. 1966

Persistence de l'action dynamique des fibres motrices bêta sur les terminaisons primaires des fuseaux après curarisation des junctions neuro-musculaires extra-fusales. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* 263, 1405-1407

EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y.; PAGES, B. 1964

Mise en evidence des fibres fusimotrices statiques chez le lapin. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* 259, 2690-2693

EMONET-DÉNAND, F.; LAPORTE, Y.; PAGES, B. 1966

Fibres fusimotrices statiques et fibres fusimotrices dynamiques chez le lapin. *Arch. Ital. Biol.* 104, 195-213

ERLANGER, J.; BISHOP, G. H.; GASSER, H. S. 1926

The action potential waves transmitted between the sciatic nerve and its spinal roots. *Amer. J. Physiol.* 78, 574-591

ERLANGER, J.; GASSER, H. S. 1937

Electrical signs of nervous activity. Univ. Penn. Press. Philadelphia.

EYZAGUIRRE, C. 1957

Functional organization of neuromuscular spindle in the toad. *J. Neurophysiol.* 20, 523-542

EYZAGUIRRE, C. 1958

Modulation of sensory discharges by efferent spindle excitation. *J. Neurophysiol.* 21, 465-490

EYZAGUIRRE, C. 1960

The electrical activity of mammalian intrafusal muscle fibres. *J. Physiol.* 150, 169-185

FERNAND, V. S. V.; YOUNG, J. Z. 1951

The sizes of the nerve fibres of muscle nerves. *Proc. Roy. Soc. B* 139, 38-58

FILON DE BIZANCIO 230 A.C.

Citado por Guillamaud 1971

FORBES, W. 1966

Experimental and histological studies of function in peripheral nerves in the cat. Ph.D. Thesis Univ. Glasgow.

FOSTER, L. 1902

Note on foetal muscle spindles. *J. Physiol.* 28, 201-203

FULTON, J. F.; PI-SUÑER, J. 1928

A note concerning the probable function of various afferent end-organs in skeletal muscle. *Amer. J. Physiol.* 83, 554-562

FUORTES, M. G. F. 1971

Generation of responses in receptor. En *Handbook of sensory physiology*. Vol. 1. Ed. Loewenstein, W. R. Springer Verlag. Berlin.

GALLEGO, A. 1959

Sobre la inervación motriz de los husos musculares. *An. Ins. Farm. Esp.* Vol. VIII, 173-178

GASSER, H. S. 1955

Properties of dorsal root unmyelinated fibres on the two sides of the ganglion. *J. Gen. Physiol.* 38, 709-728

GASSER, H. S. 1960

Effects of method leading on the recording of the nerve fibre spectrum. *J. Gen. Physiol.* 43, 927-940

GASSER, H. S.; ERLANGER, J. 1927

The rôle played by the sizes of the constituent fibres of a nerve trunk in determining the form of its action potential wave. *Amer. J. Physiol.* 80, 522-547

GIACOMINI, E. 1898

Sui fusi neuromuscolari dei sauropsidi. Atti Acad. Fisiocrit. Siene. Ser. 4, 9, 215-228

GILLE, J. CH.; DECAULNE, P.; PELEGRIN, M. 1967

Méthodes d'étude des systèmes asservis non linéaires. Dunod, Paris.

GLADDEN, M. H. 1972 (a)

The elastic fibres of muscle spindles. En Abstracts of communication given at sixth Symposium on Current Research in Muscular Dystrophy and Related Diseases. Abstr. I.

GLADDEN, M. H. 1972 (b)

Elastic fibres in muscle spindles of the cat. J. Physiol. 227, 45-46

GLATTKE, T. J. 1969

Unit responses of the cat cochlear nucleus to amplitude-modulated stimuli. J. Acoust. Soc. Amer. 45, 419-425

GOGLIA, G. 1970

Ricerche ultrastrutturali sopra i fusi neuromuscolari del gatto, del coniglio e del ratto. Acta Med. Romana. 8, 7-53

GRANIT, R. 1955

Receptors and sensory perception. Yale Univ. Press. New Haven

GRANIT, R. 1966

Signed contributions to the discussion on muscle spindles. First Nobel Symposium. Muscular afferents and motor control. Ed. Granit, R. Almqvist Wiksell. Stockholm.

GRANIT, R.; HENATSCH, H.D. 1956

Gamma control of dynamic properties of muscle spindles. J. Neurophysiol. 19, 355-366

GRAY, E.G. 1957

The spindle and extrafusal innervation of a frog muscle. Proc. Roy. Soc. B 146, 416-430

GRAY, J.A.B.; SATO, M. 1953

Properties of the receptor potential in pacinian corpuscles. J. Physiol. 122, 610-636

GRUNER, J.E. 1961

La structure fine du fuseau neuromusculaire humain. Rev. Neurol. 104, 490-507

GUILLAMAUD, J. 1971

Cibernetica y logica dialectica. Artiach. Madrid.

GUTH, L.; SAMAHA, F.J. 1969

Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle. Expl. Neurol. 25, 138-152

GUTMAN, E.; ZELENÁ, J. 1962

Morphological changes in the denervated muscle. En The denervated muscle. Ed. Gutmann, E. Czechoslovak Acad. Sci. Prague.

HARRISON, H. L.; BOLLINGER, J. G. 1968

Controles automaticos. F. Trillas S. A. Mexico.

HARVEY, R. J.; MATTHEWS, P. B. C. 1961 (a)

Some effects of stimulation of the muscle nerve afferent endings of muscle spindles, and the classification of their responses into types A1 and A2. J. Physiol. 156, 470-497

HARVEY, R. J.; MATTHEWS, P. B. C. 1961 (b)

The response of de-efferented muscle spindle endings in the cat's soleus to slow extension of the muscle. J. Physiol. 157, 370-392

HASSALL, A. H. 1851

The microscopic anatomy of the human body in health and disease. Cited por Ruffini, 1898.

HENNEMAN, E.; OLSON, C. B. 1965

Relations between structure and function in the design of skeletal muscles. J. Neurophysiol. 28, 581-598

HERMANN, H. T.; STARK, L. 1963

Single unit responses in a primitive photoreceptor organ. J. Neurophysiol. 26, 215-228



HESS, A. 1960

The structure of extrafusal muscle fibres in the frog and their innervation studied by the cholinesterase technique. *Amer. J. Anat.* 107, 129-152

HESS, A. 1961 (a)

Two kinds of motor nerve endings on mammalian intrafusal muscle fibres revealed by the cholinesterase technique. *Anat. Rec.* 139, 173-184

HESS, A. 1961 (b)

The structure of slow and fast extrafusal muscle fibres in the extraocular muscles and their nerve endings in guinea pigs. *J. Cell. Comp. Physiol.* 58, 63-80

HESS, A. 1961 (c)

Structural differences of fast and slow extrafusal muscle fibres and their nerve endings in chickens. *J. Physiol.* 157, 221-231

HESS, A. 1963

Two kinds of extrafusal muscle fibres and their nerve endings in the garter snake. *Amer. J. Anat.* 113, 347-364

HESS, A.; PILAR, G. 1963

Slow fibres in the extraocular muscles of the cat. *J. Physiol.* 169, 789-798

HINES, M.; TOWER, S.S. 1928

Studies on the innervation of skeletal muscles. II. On muscle spindles in certain muscles of the kitten. Bull. John Hopkins Hosp. 42, 264-307

HINSEY, J.C. 1927

Some observations on the innervation of skeletal muscles of the cat. J. Comp. Neurol. 44, 87-195

HNIK, P. 1964

Functional characteristics of free nerve endings and atypical spindles after muscle reinnervation in very young rats. Physiol. Bohemoslav. 13, 216-219

HORSLEY, V. 1897

Short note on sense organs in muscle and on the preservation of muscle spindles in conditions of extreme muscular atrophy following section of the motor nerve. Brain 20, 375-376

HSU, H.P. 1973

Analisis de Fourier. Fondo Educ. Interamer. S.A. Bogotá.

HUBER, G.C.; DE WITT, L.M. 1897

A contribution on the motor nerve ending and on the nerve ending in the muscle spindles. J. Comp. Neurol. 7, 169-230

HUGHES, G.W.; MAFFEI, L. 1966

Retinal ganglion cell response to sinusoidal light stimulation. J. Neurophysiol. 29, 333-353

HUNT, C.C. 1954

Relation of function to diameter in afferent fibres of muscle nerves  
J. Gen. Physiol. 38, 117-131

HUNT, C.C. 1960

The effect of sympathetic stimulation on mammalian muscle spindle. J.  
Physiol. 151, 332-341

HUNT, C.C.; KUFFLER, S.W. 1951 (a)

Further study of efferent small-nerve fibres to mammalian muscle  
spindles. Multiple innervation and activity during contraction. J. Physiol. 113, 283-297

HUNT, C.C.; KUFFLER, S.W. 1951 (b)

Stretch receptor discharge during muscle contraction. J. Physiol. 113,  
298-315

HUNT, C.C.; OTTOSON, D. 1973

Receptor potentials and impulse activity in isolated mammalian spindles. J. Physiol. 230, 49P

HUNT, C.C.; TAKEUCHI, A. 1962

Responses of the nerve terminal of the pacinian corpuscle. J. Physiol. 160, 1-21

HURSH, J.B. 1939

Conduction velocity and diameter of nerve fibres. Amer. J. Physiol. 127,  
131-139

HJSMARK, I. 1973

The influence of mechanical factors on the response characteristics of the frog muscle spindle. *Acta Physiol. Scand.* 89, 395-405

HJSMARK, I.; OTTOSON, D. 1970 (a)

Relation between tension and sensory response of the isolated frog muscle spindle during stretch. *Acta Physiol. Scand.* 79, 321-334

HJSMARK, I.; OTTOSON, D. 1970 (b)

The contribution of mechanical factors to the early adaptation of the spindle response. *J. Physiol.* 212, 577-592

HJSMARK, I.; OTTOSON, D. 1970 (c)

The effects of potassium on adaptation of the muscle spindle.

Citado por OTTOSON y SEPHERD, 1971

ITO, F. 1969 (a)

Abortive spikes in the frog muscle spindle. *Jap. J. Physiol.* 19, 363-391

ITO, F. 1969 (b)

Initiation of nerve impulses in the frog muscle spindle. *Jap. J. Physiol.* 19, 733-747

ITO, F. 1970

Spindle potential of the frog muscle spindle depending upon the exclusion of extrafusal muscle fibre. *J. Physiol. Soc. Jap.* 32, 249-250

ITO, F. 1971 (a)

Effects of tetrodotoxin on responses of the frog muscle spindle. Jap. J. Physiol. 21, 349-358

ITO, F. 1971 (b)

Responses in the sensory nerve terminal of leaf-like receptors in the frog sartorius muscle. Jap. J. Physiol. 21, 431-441

ITO, F.; KANAMORI, M.; KURODA, H. 1974

Electrical coupling between afferent nerve terminal and intrafusal muscle fibre in the frog muscle spindle. Nature. 249, 69-70

JAMES, N. T. 1968

Histochemical demonstration of myoglobin in skeletal muscle fibres and muscle spindles. Nature. 219, 1174-1175

JAMES, N. T. 1971 (a)

The histochemical demonstration of myoglobin and succinic dehydrogenase activity in the tibialis anterior muscle of the rabbit. Histochemistry. 26, 327-332

JAMES, N. T. 1971 (b)

The histochemical demonstration of myoglobin in muscle spindles. Histochemistry. 3, 334-338

JAMES, N. T. 1972

A study of the concentration and function of myoglobin in type I skeletal muscle fibres. Comp. Biochem. Physiol. 41B, 457-460

JAMES, N.T.; MEEK, G.A. 1971

The blood supply of rat muscle spindles. *J. Anat.* 110, 164-165

JANSEN, J.K.S.; MATTHEWS, P.B.C. 1962 (a)

The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. *J. Physiol.* 161, 357-378

JANSEN, J.K.S.; MATTHEWS, P.B.C. 1962 (b)

The effects of fusimotor activity on the static responsiveness of primary and secondary ending of muscle spindles in the decerebrate cat. *Acta Physiol. Scand.* 55, 376-386

JONES, E.G. 1966

The innervation of muscle spindles in the Australian opossum, *Trichosurus vulpecula*, with special reference to the motor nerve endings. *J. Anat.* 100, 733-759

KARLSSON, U.; ANDERSSON-CEDERGREN, E.; OTTOSON, D. 1966

Cellular organization of the frog muscle spindle as revealed by serial sections for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 14, 1-35

KARLSSON, U.; OTTOSON, D. 1970

Electronmicroscopical studies on the effect of anisotropic solutions on the muscle spindle.

KATZ, B. 1949

The efferent regulation of the muscle spindle in the frog. *J. Expl. Biol.* 26, 201-217

KATZ, B. 1950 (a)

Action potentials from a sensory nerve ending. *J. Physiol.* 111, 248-260

KATZ, B. 1950 (b)

Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle. *J. Physiol.* 261-282

KATZ, B. 1961

The termination of the afferent nerve fibre in the muscle spindle of the frog. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 243, 221-240

KATZ, B. 1966

Nerve, muscle and synapse. McGraw Hill. New York.

KELLY, A.M.; ZACKS, S.I. 1969

The histogenesis of rat intercostal muscle. *J. Cell Biol.* 42, 135-153

KERSCHNER, L. 1888 (a)

Bemerkungen über ein besonders muskelsystem im willkürlichen muskel. *Anat. Anz.* 3, 126-132

KERSCHNER, L. 1888 (b)

Beiträge zur kenntniss der sensiblen endorgane. *Anat. Anz.* 3, 288-296

KIDD, G.L.; KUCERA, J.; VAILLANT, C.H. 1972

The susceptibility of muscle spindles to intra-arterial and external applications of solutions of KCl. *J. Physiol.* 221, 15-16P

KOKETSU, K.; NISHI, S. 1957 (a)

Action potentials of single intrafusal muscle fibres of frog. *J. Physiol.* 137, 193-209

KOKETSU, K.; NISHI, S. 1957 (b)

An analysis of junctional potentials of intrafusal muscle fibres of frogs. *J. Physiol.* 139, 15-26

KOLLIKER, A. 1862

Untersuchungen über die letzten endigungen der nerven. *Z. Wiss. Zool.* 12, 149-164

KRNJEVIC, K.; GELDER, N. M. van 1961

Tension changes in the crayfish stretch receptors. *J. Physiol.* 159, 310-325

KUFFLER, S. W.; HUNT, C. C. 1952

The mammalian small-nerve fibres; a system for efferent nervous regulation of muscle spindle discharge. *Res. Publs. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis.* 30, 24-37

KUFFLER, S. W.; HUNT, C. C.; QUILLIAM, J. P. 1951

Function of medullated small nerve fibres in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation. *J. Neurophysiol.* 14, 29-54

KÜHNE, W. 1863

Über die endigung der nerven in der muskeln. *Vichows Arch. Path. Anat. Physiol.* 27, 508-523



KUPFER, C. 1960

Motor innervation of extraocular muscle. *J. Physiol.* 153, 522-526

KURODA, H.; ITO, F. 1972

Functional differentiation of sensory terminal branches in the frog muscle spindle. *Proc. Jap. Acad.* 48, 206-209

LANDON, D. N. 1966

Electron microscopy of muscle spindles. In *Control and innervation of skeletal muscle*. Ed. Andrew, B. L. Thomson. Dundee.

LANGLÉY, J. N. 1922

The nerve fibre constitution of peripheral nerves and of nerve roots. *J. Physiol.* 56, 382-396

LAPORTE, Y.; EMONET-DÉNAND, F. 1973

Les fuseaux neuromusculaires. *Arch. Ital. Biol.* 3, 372-386

LEKSELL, L. 1945

The action potentials and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand.* 10; suppl. 31, 1-84

LENNERSTRAND, G. 1968

Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. I. Primary and secondary endings deprived of fusimotor activation. *Acta Physiol. Scand.* 73, 281-299

LENNERSTRAND, G.; THODEN, U. 1968

Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. II.  
Static fusimotor single fibre activation of primary and secondary endings. Acta Physiol. Scand. 74, 30-49

LEVETT, J. 1972

Linear-non linear transition as a function of frequency in the retinal response to light. Vision Res. 12, 1301-1305

LIAPUNOV, A. M. 1892

Obshchaia zadacha ob ustoichivosti dvizheniia. Ph.D. Thesis. Moscu.

LIPPOLD, O. C. J.; REDFEARN, J. W. T.; VUČO, J. 1957

The rhythmical activity of groups of motor units in the voluntary contraction of muscle. J. Physiol. 137, 473-487

LIPPOLD, O. C. J.; REDFEARN, J. W. T.; VUČO, J. 1958

The effect of sinusoidal stretching upon the activity of stretch receptors in voluntary muscle and their reflex responses. J. Physiol. 144, 373-386

LIPPOLD, O. C. J.; NICHOLLS, J. G.; REDFEARN, J. W. T. 1960

Electrical and mechanical factors in the adaptation of a mammalian muscle spindle. J. Physiol. 153, 209-217

LIU, H. C.; MANEELY, R. B. 1969

The development of muscle spindles in the embryonic and regenerative tail of Hemidactylus Bowringi (Gray). Acta Anat. 72, 63-74

LLOYD, D.P.C. 1943

Neuron patterns controlling transmission of ipsilateral hind limb reflexes in cat. *J. Neurophysiol.* 11, 199-208

LLOYD, D.P.C.; CHANG, H.T. 1948

Afferent fibres in muscle nerves. *J. Neurophysiol.* 11, 199-208

LOEWENSTEIN, W.R. 1961

Excitation and inactivation in a receptor membrane. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 94, 510-534

LOEWENSTEIN, W.R.; MENDELSON, M. 1965

Components of receptor adaptation in a pacinian corpuscle. *J. Physiol.* 177, 377-397

LOEWENSTEIN, W.R.; RATHKAMP, R. 1958

The sites for mechanoelectric conversion in a pacinian corpuscle. *J. Gen. Physiol.* 41, 1245-1265

LUNDBERG, A.; WINSBURY, G. 1960

Selective activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs. *Acta Physiol. Scand.* 49, 155-164

MAGENDIE, F. 1822

Expériences sur les fonctions des racines des nerfs rachidiens. *J. Physiol. Expl. Pathol.* T. II. 276-279

MAIER, A.; ELDRED, E.; EDGERTON, V. R. 1972

The effects on spindles of muscle atrophy and hypertrophy. Expl. Neurol. 37, 100-123

MARCHAND, E. R.; ELDRED, E. 1969

Postnatal increase of intrafusal fibres in the rat muscle spindle. Expl. Neurol. 25, 655-676

MARMARELLIS, P. Z. 1972

Nonlinear identification of bioneuronal systems through white-noise stimulation. Joint Autom. Control Conf. 13<sup>th</sup>. Stanford.

MARMARELLIS, P. Z.; NAKA, K-I. 1973 (a)

Nonlinear analysis and synthesis of receptive-field responses in the catfish retina. I. Horizontal cell -- ganglion cell chain. J. Neurophysiol. 36, 605-648

MARMARELLIS, P. Z.; NAKA, K-I. 1973 (b)

Nonlinear analysis and synthesis of receptive-field responses in the catfish retina. II. One-input white-noise analysis. J. Neurophysiol. 36, 619-633

MARMARELLIS, P. Z.; NAKA, K-I. 1973 (c)

Nonlinear analysis and synthesis of receptive-field responses in the catfish retina. III. Two input white-noise analysis. J. Neurophysiol. 36 634-648

MATHER, V.; HINES, M. 1934

Studies in the innervation of skeletal muscle. V: The limb muscles of the newt, *triturus torosus*. *Amer. J. Anat.* 54, 177-201

MATTHEWS, B. H. C. 1931

The response of a single end organ. *J. Physiol.* 71, 64-109

MATTHEWS, B. H. C. 1933

Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physiol.* 78, 1-53

MATTHEWS, P. B. C. 1962

The differentiation of two types of fusimotor fibres by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings. *Q. J. Exp. Physiol.* 47, 324-333

MATTHEWS, P. B. C. 1963

The response of de-efferented muscle spindle receptors to stretching at different velocities. *J. Physiol.* 168, 660-678.

MATTHEWS, P. B. C. 1964

Muscle spindles and their motor control. *Physiol. Rev.* 44, 219-288

MATTHEWS, P. B. C. 1967

Vibration and the stretch reflex. In *Myotatic, kinesthetic, and vestibular mechanisms*. Ed. De Reuck, A. V. S.; Knight, J. Churchill. London.

MATTHEWS, P. B. C. 1972

Mammalian muscle receptors and their central actions. *Monographs Physiol. Soc.* 32<sup>th</sup>. Ed. Davson, H.; Greenfield, A. D. M.; Whittam, R. y Brindley, G. S. Edward Arnold Ltd. London.

MATTHEWS, P. B. C.; STEIN, R. B. 1968

The sensitivity of muscle spindle afferents to sinusoidal stretching.  
J. Physiol. 118, 43-44P

MATTHEWS, P. B. C.; STEIN, R. B. 1969 (a)

The sensitivity of muscle spindle afferents to small sinusoidal changes of length. J. Physiol. 200, 723-743

MATTHEWS, P. B. C.; STEIN, R. B. 1969 (b)

The regularity of primary and secondary muscle spindle afferent discharges. J. Physiol. 202, 59-82

MATTHEWS, P. B. C.; STEIN, R. B. 1969 (c)

Frequency-response curves for muscle spindle afferents obtained during sinusoidal stretching. In Conference on system analysis approach to neurophysiological problems. Brainerd, Ed. Lab. Neurophysiol. Univ. Minnesota, Mn.

MATTHEWS, P. B. C.; WESTBURY, D. R. 1965

Some effects of fast and slow motor fibres on muscle spindles of the frog. J. Physiol. 178, 178-192

MAVRINSKAYA, L. F. 1967

Development of muscle spindles in man. Arkh. Anat. 53, 42-49

MAXWELL, J. C.; VYSHNEGRADSKII, I. A.; STODOLA, A. 1876

Teoria avtomaticheskogo regulirovaniia. Reed. USSR. Acad. Sci. 1949

MAYNARD, J.A.; TIPTON, C.M. 1971

The effects of exercise training and denervation on the morphology of intrafusal muscle fibres. *Int. Z. Angew. Physiol.* 30, 1-9

MERRILLEES, N.C.R. 1960

The fine structure of muscle spindles in the lumbricalis muscles of the rat. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7, 725-742

MIKHAILOV, A.V. 1938

Metod garmonicheskogo analiza v teorii regulirovaniia. *Avtomatika i Telemekhanika*. 3

MIRA, C. 1969

Cours de systèmes asservis non linéaires. Dunod. Paris.

MØLLER, A.R. 1971

Unit response in the rat cochlear nucleus to tones of rapidly varying frequency and amplitude. *Acta Physiol. Scand.* 81, 540-556

MØLLER, A.R. 1973

Statistical evaluation of the dynamic properties of cochlear nucleus units using stimuli modulated with pseudorandom noise. *Brain Res.* 57, 443-456

NYQUIST, H. 1932

Regeneration theory. *Bell System Tech. J.*

NYSTRÖM, B. 1967

Muscle-spindle histochemistry. *Science* 155, 1424-1426

OKAZAKI, K.; HOLTZER, H. 1966

Myogenesis: fusion, myosin synthesis and the mitotic cycle. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 56, 1484

O'LEARY, J.; HEINBECKER, P.; BISHOP, G. H. 1935

Analysis of function of a nerve to a muscle. *Amer. J. Physiol.* 110, 636-658

OLSSON, Y.; REESE, T. S. 1971

Permeability of vasa nervorum and perineurium in mouse sciatic nerve studied by fluorescence and electron microscopy. *J. Neuropathol. Exp. Neurol.* 38, 105-119

ONANOFF, M. I. 1890

Sur la nature des faisceaux neuromusculaires. *Comp. Rend. Séanc. Soc. Biol.* 42, 432-433

OTTOSON, D. 1961

The effects of acetylcholine and related substances on the isolated muscle spindle. *Acta Physiol. Scand.* 53, 276-287

OTTOSON, D. 1964

The effect of sodium deficiency on the response of the isolated muscle spindle. *J. Physiol.* 171, 109-118

OTTOSON, D. 1965

The action of calcium on the frog's isolated muscle spindle. *J. Physiol.* 178, 68-79



OTTOSON, D. 1972 (a)

Functional properties of a muscle spindle with no fluid space. *Brain Res.* 41, 471-474

OTTOSON, D. 1972 (b)

On the nature of the spindle potential: a comment. *Acta Physiol. Scand.* 85, 431-432

OTTOSON, D.; McREYNOLDS, J. S.; SHEPHERD, G. M. 1969

Sensitivity of isolated frog muscle spindle during and after stretching. *J. Neurophysiol.* 32, 24-34

OTTOSON, D.; SHEPHERD, G. M. 1965

Receptor potentials and impulse generation in the isolated spindle during controlled extension. *Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 30, 105-114

OTTOSON, D.; SHEPHERD, G. M. 1968

Changes of length within the frog muscle spindle during stretch as shown by stroboscopic photomicroscopy. *Nature* 220, 912-914

OTTOSON, D.; SHEPHERD, G. M. 1969

Relation of afferent nerve excitability to impulse generation in the frog muscle spindle. *Acta Physiol. Scand.* 75, 49-63

OTTOSON, D.; SHEPHERD, G. M. 1971

Transducer properties and integrative mechanisms in the frog's muscle spindle. In *Handbook of sensory physiology*. Vol. I. Ed. Loewenstein, W. R. Springer Verlag, Berlin.

OVALLE, W.K.; SMITH, R.S. 1972

Histochemical identification of three types of intrafusal muscle fibres in the cat and monkey on the myosin ATPase reaction. *Canad. J. Physiol. Pharmacol.* 50, 195-202

OZEKI, M.; SATO, M. 1964

Initiation of impulses at the nonmyelinated nerve terminal in pacinian corpuscles. *J. Physiol.* 170, 169-185

PAGE, S. 1964

Electron microscope studies on striated muscle. Ph.D. Thesis. Univ. London. Citado por Smith, R.S. 1966.

PILAR, G.; HESS, A. 1966

Differences in internal structure and nerve terminals of the slow and twitch muscle fibres in the cat superior oblique. *Anat. Rec.* 154, 243-252.

PINTER, R.B. 1966

Sinusoidal and delta function responses of visual cells of the limulus eye. *J. Gen. Physiol.* 49, 565

POPOV, E.P. 1962

The dynamic of automatic control systems. Pergamon Press. Oxford.

POPPELE, R.E.; BOWMAN, R.J. 1969

Linear analysis of muscle spindles. En Conference on system analysis approach to neurophysiological problems. Brainerd, Ed. Lab. Neurophysiol. Univ. Minnesota. Mn.

POPPEL E, P. R.; BOWMAN, R. J. 1970

Quantitative description of linear behavior of mammalian muscle spindles. *J. Neurophysiol.* 33, 59-72

POPPEL E, P. E.; TERZUOLO, C. A. 1968

Myotatic reflex: its input-output relation. *Science* 159, 743-745

PORAYKO, O.; SMITH, R. S. 1968

Morphology of muscle spindles in the rat. *Experientia* 24, 588-589

PRINGLE, J. W. S.; WILSON, V. J. 1952

The response of a sense organ to a harmonic stimulus. *J. Exper. Biol.* 29 220-234

PROSKE, U. 1967

Responses of muscle spindles in the lizard. *Nature* 213, 1144-1146

PROSKE, U. 1969

The innervation of muscle spindles in the lizard *Tiliqua nigrolutea*. *J. Anat.* 105, 217-230.

PUIG ADAM, P. 1967

Curso teórico-práctico de cálculo integral aplicado a la física y a la técnica. Tomo I. Biblioteca Matemática. Madrid.

RAMON Y CAJAL, S. 1888

Terminaciones en los husos musculares de la rana. *Rev. Trim. Histol. Nor. y Patol.* Citado y reproducido por Ramon y Cajal, S. 1897

RAMON Y CAJAL, S. 1897

Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana. Rev. Trim. Micrografica 3, (4), 181-185

RAMON Y CAJAL, S. 1909

Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Maloine. Paris.

RAMON Y CAJAL, S. 1914

Estudios sobre la degeneracion y regeneracion del sistema nervioso. Hijos de Nicolas Moya. Madrid.

RECAUD, C.; FAVRE, M. 1904

Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur. Rev. Gen. Histol. 1, 1-140

RENKIN, E. Z.; VALLBO, A. B. 1964

Simultaneous responses of group I and II cat muscle spindles afferents to muscle position and movement. J. Neurophysiol. 27, 429-450

REXED, B.; THERMAN, P. J. 1948

Calibre spectra of motor and sensory nerve fibres to flexor and extensor muscles. J. Neurophysiol. 11, 133-140

REY PASTOR, J.; PI CALLEJA, P.; TREJO, C. A. 1959

Analisis matemático. 3 vols. Kapelusz. Buenos Aires.

ROSENTHAL, N. P.; MCKEAN, T. A.; ROBERTS, W. J.; TERZUOLO, C. A. 1969

Linear analysis of the myotatic reflex and component systems. En Conference on system analysis approach to neurophysiological problems.

ROSENTHAL, N. P.; McKEAN, T. A.; ROBERTS, W. J.; TERZUOLO, C. A. 1970

Frequency analysis of stretch reflex and its main subsystems in tri  
ceps surae muscle of the cat. J. Neurophysiol. 33, 713-749

ROSENTHAL, N. P. 1974

Frequency response characteristics of an isolated photoreceptor. Kyber  
netik. 16, 153-172

RUFFINI, A. 1892

Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e sul loro significato  
fisiologico. Rendicon. R. Acad. Lincei. Ser 5. Fasc. I. 1<sup>a</sup> luglio.

RUFFINI, A. 1893 (a)

Considerazioni critiche sui recenti studi del apparato nervoso nei  
fusi muscolari. Anat. Anz. 9, 80-88

RUFFINI, A. 1893 (b)

Sur la terminaison nerveuse dans les faisceaux musculaires et leur  
signification physiologique. Arch. Ital. Biol. 13, 106-114

RUFFINI, A. 1897

Observations on sensory nerve-endings in voluntary muscles. Brain 20  
368-374

RUFFINI, A. 1898

On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat; and  
on their physiological significance. J. Physiol. 23, 190-208

RUFFINI, A. 1999

Una rivendicazione di priorità a S.R. Cajal nel considerare come organi di senso i fusi neuro-muscolari, con qualche considerazione sui recenti studi dell'argomento. *Anat. Anz.* 16, 13-26

SAGAWA, K.; TAYLOR, A.E.; GUYTON, A.C. 1961

Dynamic performance and stability of cerebral ischemic pressor response. *Amer. J. Physiol.* 201, 1164-1172

SAMAH, F.J.; GUTH, L.; ALBERS, R.W. 1970

Differences between fast and slow muscle myosin ATPase activity and release of associated proteins by p-chloro-mercuriphenil sulfonate. *J. Biol. Chem.* 245, 219-224

SAMPAOLO, C.L. 1965

Sulle varietà morfologiche dei fusi neuromuscolari durante lo sviluppo nel pollo. *Rendicont. Atti Accad. Sci. Med. Chir. Napoli.* 119, 125-133

SCHÄFER, S.S. 1973

The characteristics curves of the dynamic response of primary muscle spindle endings in the absence and presence of stimulation of fusimotor fibres. *Brain Res.* 59, 395-399

SCHÄFER, S.S. 1974

The discharge frequencies of primary muscle spindle endings during simultaneous stimulation of two fusimotor filaments. *Pflügers Arch.* 350, 359-372

SCHÄFER, S.S.; SCHÄFER, S. 1969 - - - - -

Die eigenschaften einer, primären muskelspindelafferenz bei rampenförmiger dehnung und ihre mathematische beschreibung. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 310, 206-228

SCHEID, F. 1972

Teoria y problemas de analisis numerico. McGraw Hill. Mexico.

SHERRINGTON, C.S. 1894

On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve-root. J. Physiol. 17, 211-258

SMITH, R.S. 1963

Intrafusal musculature in Xenopus Laevis. Acta Physiol. Scand. 59, suppl. 213, 144

SMITH, R.S. 1964 (a)

Activity of intrafusal muscle fibres of Xenopus Laevis following stimulation of their motor nerves. Acta Physiol. Scand. 60, 223-239

SMITH, R.S. 1964 (b)

Contraction in intrafusal muscle fibres of Xenopus Laevis following stimulation of their motor nerves. Acta Physiol. Scand. 62, 195-208

SMITH, R.S. 1966

Properties of intrafusal muscle fibres. En First Nobel Symposium. Muscular Afferents and Motor Control. Ed. Granit, R. Almqvist Wiksell. Stockholm.

SPEKREIJSE, H.; NORTON, A. L. 1970

The dynamic characteristics of color-coded s-potentials. *J. Gen. Physiol.* 56, 1

SPIRO, A. J.; BEILIN, R. L. 1969 (a)

Human muscle spindle histochemistry. *Arch. Neurol. Psychiat.* 20, 271-275

SPIRO, A. J.; BEILIN, R. L. 1969 (b)

Histochemical duality of rabbit intrafusal fibres. *J. Histochem. Cytochem.* 17, 348-349

STARK, L.; SHERMAN, P. M. 1957

A servoanalytic study of the consensual pupil reflex to light. *J. Neurophysiol.* 20, 17-26

STOLL, P. J. 1969

Respiratory system analysis based on sinusoidal variations of CO<sub>2</sub> in inspired air. *J. Appl. Physiol.* 27, 389-399

STUART, D.; OTT, K.; ISHIKAWA, K.; ELDRED, E. 1965

Muscle receptor responses to sinusoidal stretch. *Exptl. Neurol.* 13, 82-95

STUART, D. G.; MOSHER, C. G.; GERLACK, R. L.; REINKING, R. M. 1970

Selective activation of Ia afferents by transient muscle stretch. *Exp Brain Res.* 10, 477-487



SUTTON, A.C. 1915

On the development of the neuromuscular spindle in the extrinsic eye muscles of the pig. *Amer. J. Anat.* 18, 117-144

SWETT, J.E.; ELDRED, E. 1960

Comparisons in structure of stretch receptors in medial gastrocnemius and soleus muscles of the cat. *Anat. Rec.* 137, 461-473

TELLO, F. 1922

Die entstehung der motorischen und sensiblen nervendingungen I. In dem lokomotorischen systeme der hoheren wirbeltiere. muskulare histogenese. *Z. Anat. Entwicklungsgesch.* 64, 348-440

TOWER, S.H. 1932

Atrophy and degeneration in the muscle spindle. *Brain* 55, 77-90

TOYODA, J.I. 1974

Frequency characteristics of retinal neurons in the carp. *J. Gen. Physiol.* 63, 214-234

TSCHIRIEW, S. 1897

Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés. *Arch. Physiol. Norm. Pathol.* 6, 89-116

WAGGENER, J.D.; BJUNN, S.M.; BEGGS, G.H. 1965

The diffusion of ferritin within the periferal nerve sheath. An electron microscopy study. *J. Neuropathol. Exp. Neurol.* 24, 430-433

WALLER, 1852

Sur la reproduction des nerf. Müller's Arch. Citado por Ramon y Cajal,  
S. 1909

WATANABE, Y. 1962

Responses of an abdominal ganglion of the crayfish to electrical stimulation with a sinusoidal frequency change. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 15, Ser. VI. Zool. 93-102

WEISSMANN, A. 1861

Über das waschen der quergestreiften muskeln nach beobachtungen am frosch. Z. Rat. Med. 13, 263-284

WENDLER, L.; BURKHARDT, D. 1961

Zeitlich abklingende vorgänge in der wirkungskette zwischen reiz und erregung. Versuche an abdominalen streckrezeptoren dekapoder krebse. Z. Naturf. 16, 464-469

WERNER, J. K. 1972

Development of the neuromuscular spindle. Amer. J. Physic. Med. 51, 192-207

WERNER, J. K. 1973

Duration of normal innervation required for complete differentiation of muscle spindles in newborn rats. Expl. Neurol. 41, 214-217

WHITTERIDGE, D. 1959

The effect of stimulation of intrafusal muscle fibres on sensitivity to stretch of extraocular muscle spindles. *Q.J. Exp. Physiol.* 55, 385-393

WIENER, N. 1948

Cybernetics. John Wiley & Sons. New York.

YELLIN, H. 1969

A histochemical study of muscle spindles and their relationship to extrafusal fibre types in the rat. *Amer. J. Anat.* 125, 31-37

YELLIN, H.; GUTH, L. 1970

The histochemical classification of muscle fibres. *Expl. Neurol.* 26, 424-432

YOUNG, J. Z. 1942

The functional repair of nervous tissue. *Physiol. Rev.* 22, 318-374

ZELENA, J. 1957

The morphogenetic influence of innervation on the ontogenic development of muscle spindles. *J. Embryol. Expl. Morph.* 5, 283-292

ZELENA, J. 1962

The effect of denervation on muscle development. In *The denervated muscle*. Ed. Gutmann. Czech. Acad. Sci. Praga.

ZEL ENA, J. 1964

Development, degeneration and regeneration of receptor organs. Brain Res. 13, 175-213

ZEL ENA, J.; HNIK, P. 1960

Absence of spindles in muscles of rat reinnervated during development. Physiol. Bohemoslav. 5, 373-381

ZEL ENA, J.; HNIK, P. 1963 (a)

A new approach to muscle deafferentation. En Central and peripheral mechanisms of motor function. Czech. Acad. Sci. Praga.

ZEL ENA, J.; HNIK, P. 1963 (b)

Effect of innervation on the development of muscle receptors. En The effect of use and disuse on neuromuscular functions. Ed. Gutmann, E, y Hnik, P. Czech. Acad. Sci. Praga.

ZEL ENA, J.; ŠO BOTOVÁ, M. 1971

Absence of muscle spindles in regenerated muscles of the rat. Physiol. Bohemoslav. 20, 433-439